



HELSINGIN YLIOPISTO  
HELSINGFORS UNIVERSITET  
UNIVERSITY OF HELSINKI

# Lämpötilan ja elinympäristön laadun vaikutus lintujen selviytymiseen talvesta



*Kuva: Melina Markkanen*

**Valtteri Lehto**  
**Ekologia ja evoluutiobiologia**  
**Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta**  
**Toukokuu 2019**



Tiedekunta – Fakultet – Faculty Bio- ja ympäristötieteellinen tiedekunta		Koulutusohjelma – Utbildningsprogram – Degree programme Ekologia ja evoluutiobiologia	
Tekijä – Författare – Author Valtteri Lehto			
Työn nimi – Arbetets titel – Title Lämpötilan ja elinympäristön laadun vaikutus lintujen selviytymiseen talvesta			
Oppiaine/Opintosuunta – Läroämne/Studieinriktning – Subject/Study track Biologia			
Työn laji – Arbetets art – Level Pro gradu -tutkielma		Aika – Datum – Month and year Toukokuu 2019	Sivumäärä – Sidoantal – Number of pages 46 s.
<p>Tiivistelmä – Referat – Abstract</p> <p>Ilmaston lämpeneminen ja elinympäristöjen häviäminen ovat maailmanlaajuisesti vakavimpia uhkia luonnon monimuotoisuudelle. Elinympäristöjen häviäminen on aiheuttanut monimuotoisuudelle jo pitkään laaja-alaista tuhoa, kun taas ilmastonmuutoksen vaikutusten arvioidaan ilmenevän todellisessa mittakaavassaan vasta tulevien vuosien ja vuosikymmenten aikana. Jo nyt ilmastonmuutoksen on havaittu vaikuttavan muun muassa eliölajien levinneisyyksiin, runsauksiin ja fenologiaan. Elinympäristöjen häviämisen tiedetään puolestaan aiheuttavan lajiston yksipuolistumista, kun elinympäristöjensä suhteen vaativat specialistilajit taantuvat ja sopeutumiskykyisemmät generalistilajit runsastuvat.</p> <p>Linnut ovat paljon tutkittu eläinryhmä, minkä takia lintujen käyttäminen elinympäristöjen tilaa ilmentävinä bioindikaattoreina on mielekästä. Lintujen on havaittu reagoivan ilmastonmuutokseen muun muassa aikaistamalla kevätmuuttoa ja munintaa sekä levittäytymällä kohti korkeampia leveysasteita. Elinympäristöjen tuhoutumisen ja pirstoutumisen tiedetään yksipuolistavan lintuyhteisöjen lajikoostumuksia ja esimerkiksi Suomessa metsien häviämisen on havaittu aiheuttavan monien metsälintujen kantojen voimakasta taantumista.</p> <p>Pohjois-Euroopassa pitkä ja kylmä talvi on linnoille raskas ajanjakso, jolloin talvehtivien lintujen kuolleisuus voi kasvaa korkeaksi. On havaittu, että ilmastonmuutoksen myötä lämpenevät talvet saattavat parantaa joidenkin lintujen hengissä säilymistä talven aikana, mikä saattaa aiheuttaa muutoksia lajien levinneisyyksiin ja runsauksiin. Lisäksi on todettu, että laadukas elinympäristö voi parantaa esimerkiksi metsätaiden selviytymistä talvesta.</p> <p>Tutkielmassani kuvaan, miten talvien lämpötila ja elinympäristöjen laatu vaikuttavat Suomessa talvehtivien lintujen hengissä säilymiseen. Aineistoinani käytän Luonnontieteellisen keskusmuseon koordinoimia talvilintulaskenta-aineistoja, Ilmatieteen laitoksen lämpötila-aineistoja sekä Luonnonvarakeskuksen Valtakunnan metsien inventointi -aineistoja. Esimerkkilajeinani käytän neljää Suomessa yleisenä talvehtivää metsälintua: puukiipijää (<i>Certhia familiaris</i>), töyhtötiasta (<i>Lophophanes cristatus</i>), hömötiasta (<i>Poecile montanus</i>) ja hippiäistä (<i>Regulus regulus</i>).</p> <p>Havaitsin, että kaikki tutkimani lintulajit selviytyivät talvesta paremmin laadukkaissa, tutkimukseni tapauksessa metsäisissä, elinympäristöissä. Elinympäristön metsäisyyden vaikutus hengissä säilymisen parantumiseen selittyi todennäköisesti lintujen talvenaikaisella ravinnolla sekä ravinnonhankintatavoilla. Ilmiö saattaa myös kuvastaa lajien paikkauskollisuutta ja parvien sisäisiä hierarkioita. Havaitsin myös, että vain osa tutkimistani lajeista hyötyi lämpimämmistä talvista: hippiäisen ja puukiipijän selviytyminen parantui talvilämpötilojen noustessa, kun taas töyhtö- ja hömötiainen selviytymiseen talvien lämpötilalla ei ollut vaikutusta. Ilmiö saattaa selittyä lajien levinneisyyksillä, sillä lajit, jotka hyötyivät korkeammista lämpötiloista, selviytyivät paremmin etelässä. Vastaavasti lajit, joiden selviytyminen ei parantunut talvilämpötilojen noustessa, selviytyivät paremmin pohjoisessa.</p> <p>Hippiäinen ja puukiipijä saattavat olla ilmastonmuutoksesta ainakin aluksi hyötyviä lajeja, joiden voidaan mahdollisesti odottaa levittäytyvän kohti pohjoista tulevien vuosien ja vuosikymmenten aikana. Sen sijaan töyhtö- ja hömötiainen ovat taantuneet voimakkaasti viimeisen 15–20 vuoden aikana. Suurin yksittäinen syy lajien taantumiselle on metsien häviäminen. Jos taantuminen halutaan pysäyttää, tarvitaan nopeita ja tehokkaita toimia Suomen metsäluonnon tilan kohentamiseksi.</p>			
Avainsanat – Nyckelord – Keyw ords <i>Certhia familiaris</i> , <i>Lophophanes cristatus</i> , <i>Poecile montanus</i> , <i>Regulus regulus</i> , ilmastonmuutos, elinympäristön laatu, talvi, talvilintulaskenta, hengissä säilyminen			
Ohjaaja tai ohjaajat – Handledare – Supervisor or supervisors Aleksi Lehikoinen			
Säilytyspaikka – Förvaringställe – Where deposited E-thesis			
Muita tietoja – Övriga uppgifter – Additional information			

## Sisältö

1. Johdanto .....	1
1.1. Ilmaston lämpeneminen muuttaa lajien levinneisyyksiä, runsauksia ja käyttäytymistä .....	1
1.2. Elinympäristöjen häviäminen uhkaa luonnon monimuotoisuutta .....	2
1.3. Linnut reagoivat elinympäristöissään tapahtuviin muutoksiin .....	4
1.4. Talvi on linnuille raskas vuodenaika .....	6
1.5. Tutkimusongelma .....	8
2. Aineisto ja menetelmät.....	8
2.1. Tutkittavat lintulajit .....	9
2.2. Talvilintulaskennat .....	9
2.3. Lämpötila-aineisto .....	11
2.4. Maankäyttöaineisto.....	12
2.5. Tilastolliset menetelmät.....	14
3. Tulokset.....	15
3.1. Laadukas elinympäristö parantaa lintujen selviytymistä talvesta .....	16
3.2. Osa lintulajeista hyötyy lämpimämmistä talvista .....	19
3.3. Lintujen talvesta selviytymisessä on lajikohtaista alueellista vaihtelua .....	24
4. Tulosten tarkastelu .....	27
4.1. Metsäinen elinympäristö tarjoaa ravintoa ja suojaa talven aikana .....	27
4.2. Talvien lämpenemisen vaikutukset vaihtelevat eri lintulajien välillä .....	30
4.3. Mahdolliset virhelähteet .....	32
4.4. Yhteenvedo ja johtopäätökset .....	34
5. Kiitokset.....	37
6. Kirjallisuus .....	37

## 1. Johdanto

Luonnon monimuotoisuuden väheneminen on maailmanlaajuinen ongelma. Erityisesti monimuotoisuutta uhkaavat ilmaston lämpeneminen ja elinympäristöjen häviäminen (Travis 2003). Näistä ilmiöistä elinympäristöjen häviäminen ja laadun heikkeneminen ovat jo pitkään aiheuttaneet voimakkaita muutoksia (Hanski 2011), kun taas ilmaston lämpenemisen vaikutukset monimuotoisuuden hupenemiseen alkavat vasta hiljalleen hahmottua (Scheffers ym. 2016). Lämpenemisen seurauksien ennustetaan ilmenevän todellisessa laajuudessaan vasta tulevien vuosien ja vuosikymmenten aikana (Niemi ym. 1998, Pereira ym. 2010), mutta esimerkiksi ensimmäiset ilmastomuutoksen aiheuttamat sukupuutot on jo havaittu (Pounds ym. 2006). Ilmaston lämpenemisen vaikutusten arvioidaan olevan erityisen voimakkaita korkeilla leveysasteilla, missä lämpeneminen on muuta maailmaa nopeampaa ja muuttaa voimakkaasti vuodenaikojen luontaista rytmiä (Niemi ym. 1998, Jylhä ym. 2004, Jetz ym. 2007). Luonnon monimuotoisuuden vähenemisen vaikutusten ennustaminen on vaikeaa, mikä korostaa tutkimuksen tuottaman tiedon soveltamisen merkitystä suojelutoimia suunniteltaessa (Pereira ym. 2010).

### 1.1. Ilmaston lämpeneminen muuttaa lajin levinneisyyksiä, runsauksia ja käyttäytymistä

Fossiilisia polttoaineita käyttämällä ja metsiä hakkaamalla ihminen voimistaa luonnollista kasvihuoneilmiötä, minkä on havaittu nostaneen maapallon keskilämpötilaa jo noin yhdellä asteella esiteolliseen aikaan verrattuna (IPCC 2018). Jos lämpeneminen jatkuu nykyisellä tahdillaan, saavutetaan 1,5 °C:n lämpeneminen viimeistään 2050-luvulle tultaessa. Ilmaston lämpeneminen vaikuttaa voimakkaasti eliölajeihin ja -yhteisöihin sekä edelleen kokonaisiin ekosysteemeihin (Pearce-Higgins ym. 2015, Scheffers ym. 2016). Tämä ilmenee käytännössä muutoksina lajien elinkaarissa, käyttäytymisessä ja levinneisyyksissä sekä ravintoverkoissa ja populaatioiden dynamiikoissa (Thomas & Lennon 1999, Sæther ym. 2000, Bellard ym. 2012). Ilmastomuutos voimistaa maailmanlaajuisesti käynnissä olevaa sukupuuttoaaltoa, jota laajuutensa puolesta voidaan nimittää elämän historian kuudenneksi massasukupuutoksi (Barnosky ym. 2011). Vaikka ilmastomuutoksen aiheuttamista sukupuutoista on toistaiseksi melko vähän todisteita (Pounds ym. 2006), ennustetaan, että ilmastomuutos nousee elinympäristöjen häviämisen ohi merkittävimmäksi sukupuuttojen aiheuttajaksi seuraavien vuosikymmenten aikana (Pereira ym. 2010).

Ehkäpä näkyvimpiä ilmastonmuutoksesta aiheutuvia ilmiöitä ovat lajien levinneisyyksien ja runsauksien muutokset (Chen ym. 2011, Virkkala & Lehikoinen 2014). Ilmastonmuutos siirtää lajien ilmastolokeroita kohti korkeampia leveysasteita, mikä johtaa edelleen lajien esiintymisalueiden siirtymiseen. Nopeus, jolla päiväntasaajalta poispäin suuntautuva levinneisyyden siirtyminen tapahtuu, on maalla elävillä eläimillä keskimäärin lähes 17 kilometriä vuosikymmenessä (Chen ym. 2011). Siirtyminen voi tapahtua esimerkiksi lisääntymisen kautta, jolloin lajin levinneisyyden äärirajoilla lisääntyminen onnistuu paremmin, ja uudet yksilöt siirtyvät yhä edemmäs napoja kohti (Sæther ym. 2000). Toinen mekanismi kohti napoja siirtymiselle on hengissä säilymisen parantuminen: korkeilla leveysasteilla lämpenevä ilmasto parantaa yksilöiden selviytymistä, mikä edesauttaa uusien elinalueiden kolonisointia (Maclean ym. 2008, Lehikoinen ym. 2013, Fraixedas ym. 2015a).

Ilmaston lämpenemisen aiheuttamat muutokset elinympäristöissä tuottavat monille lajeille sopeutumisvaikeuksia (Harrington ym. 1999). Erityisen vaikeassa asemassa ovat lajit, jotka eivät kykene levittäytymään aktiivisesti. Myös aktiivisesti levittäytyvät lajit voivat kärsiä muun muassa ravintoverkoissa tapahtuvista muutoksista tai tulkitessaan väärin muuttuvan elinympäristönsä impulsseja (Harrington ym. 1999). Esimerkiksi keväiden lämpeneminen saattaa aiheuttaa tilanteen, jossa lintujen poikaset kuoriutuvat ennen kuin niiden ravintoa on vielä saatavilla tai vaihtoehtoisesti liian myöhään, jolloin ravintosesonki on saatettu jo ohittaa (Crick ym. 1997, Pearce-Higgins ym. 2015). Osa lajeista saattaa kyetä sopeutumaan muutoksiin esimerkiksi fenotyyppisen plastisuuden ansiosta (Charmantier ym. 2008), mutta edes plastisuus ei valmista lajeja sään ääri-ilmiöihin, joiden ennustetaan lisääntyvän ilmastonmuutoksen myötä (Easterling ym. 2000, Meehl ym. 2000, Parmesan ym. 2000).

## **1.2. Elinympäristöjen häviäminen uhkaa luonnon monimuotoisuutta**

Elinympäristöjen häviäminen ja pirstoutuminen ovat vakavimpia uhkia luonnon monimuotoisuudelle. (Pereira ym. 2010, Hanski 2011). Maailmanlaajuisesti useista biomeista oli hävitetty yli puolet jo vuoteen 1990 mennessä (Millennium Ecosystem Assessment 2005), eikä tilanne ole sittemmin juurikaan parantunut (Pereira ym. 2010). Esimerkiksi vuosina 2000–2012 hävisi maailmanlaajuisesti 2,3 miljoonaa neliökilometriä metsiä (Hansen ym. 2013). Suurin osa (32 %) metsien häviämisestä tapahtui monimuotoisuudeltaan ainutlaatuisilla trooppisilla

sademetsäalueilla. Nykyisin kaikista maapallon metsistä 70 % sijaitsee korkeintaan yhden kilometrin päässä metsän reunasta (Haddad ym. 2015). Tämä havainnollistaa pirstoutumisen laajuutta globaalina ilmiönä.

Tyypillisimmin luonnonmukaisia elinympäristöjä muutetaan maatalousmaiksi, laitumiksi, istutusmetsiksi ja rakennetuiksi alueiksi (Hanski 2011). Kaiken tämän muokkauksen taustalla on kiihtyvä väestönkasvu sekä jatkuvasti lisääntyvä resurssien tarve. Elinympäristöjen häviämisen yhteydessä puhutaan usein myös elinympäristöjen laadun heikkenemisestä, joka voi olla tarkoituksellista (esimerkiksi tehtäessä metsään harvennushakkuu) tai tarkoituksetonta (esimerkiksi reunavaikutuksen lisääntyminen rakennetun alueen laajentuessa) (Hanski 2011). Heikkolaatuiset elinympäristöt tarjoavat lajeille niukasti resursseja ja niissä yksilöiden kelpoisuus on matala ja selviytyminen epävarmaa (Cirule ym. 2017).

On itsestään selvää, että populaatiot kärsivät niiden elinympäristöjen hävitessä ja huonontuessa. Lajien vaste elinympäristöjen häviämiseen ja muihin ympäristön muutoksiin ei ole kuitenkaan tyypillisesti välitön (Hanski 2011). Monet lajit kokevat paikallisen sukupuuton vasta sinniteltään hetken pirstoutuneella elinalueellaan (Rybicki & Hanski 2013). Tätä ilmiötä kuvataan termillä sukupuuttovelka. Sukupuuttovelalla tarkoitetaan tulevaisuudessa tapahtuvaa monimuotoisuuden katoamista, joka johtuu nyt tapahtuvasta elinympäristöjen häviämisestä (Tilman ym. 1994). Useissa tapauksissa elinympäristöjen häviämisen laajuudelle voidaan asettaa kynnsarvo, jonka ylittymisen jälkeen populaatioiden selviytyminen ei ole enää mahdollista (Fahrig 2003). Yleissääntöinä voidaan todeta, että elinympäristön monipuolisuus lisääntyy pinta-alan kasvaessa ja suurempi elinalue kykenee ylläpitämään suurempia populaatiokokoja (Hanski & Gyllenberg 1997). Toisin sanoen elinympäristön laajuus lisää sekä luonnon monimuotoisuutta että populaatioiden selviytymisen todennäköisyyttä. Yleensä lajimäärien aleneminen havaitaan viimeistään, kun sopivaa elinympäristöä on jäljellä alle 30 % alkuperäisestä alueesta (Andrén 1994).

Elinympäristöjen häviämisen kaltaiset maailmanlaajuiset muutokset johtavat lajiston yksipuolistumiseen (Devictor ym. 2008). Esimerkiksi lintuyhteisöjen on havaittu olevan sitä yksipuolisempia, homogeenisempia, mitä pirstoutuneempi niiden elinympäristö on (Devictor ym. 2008). Usein elinympäristöjen pirstoutuessa havaitaan, että elinympäristönsä suhteen tarkat specialistilajit taantuvat, kun taas muutoksiin nopeammin sopeutuvat generalistilajit lisääntyvät (Rooney ym. 2004). Hyvä esimerkki elinympäristöjen pirstoutumisesta kärsivästä specialistilajista on lapintiaainen (*Poecile cinctus*), jonka on havaittu esiintyvän talousmetsissä laikuittaisesti, mutta

luonnontilaisissa metsissä tasaisesti (Virkkala & Liehu 1990). Talousmetsissä myös lapintiaisen suosimat elinympäristöt esiintyvät laikuittain, mikä selittää lajin esiintymisen muutoksia elinympäristön pirstoutuessa.

Toistaiseksi hakkuut ovat ihmisen metsiin aiheuttamista häiriöistä merkittävimpiä (Niemi ym. 1998). Maailmanlaajuisesti metsäpinta-alan ennustetaan hupenevan tulevien vuosikymmenten aikana (Pereira ym. 2010). Erityisen voimakasta metsien häviäminen on trooppisilla alueilla. Vastavuoroisesti pohjoisten leveysasteiden metsäpinta-alan ennustetaan kasvavan (van Vuuren ym. 2006). Suurimman osan tästä kasvusta aiheuttavat kuitenkin istutusmetsät, joiden monimuotoisuus ei yleensä ole verrattavissa luonnontilaisiin metsiin (Pereira ym. 2010). Suomessa metsää on suhteellisesti enemmän kuin missään muussa Euroopan valtiossa: yhteensä noin 78 % maapinta-alasta (Euroopan ympäristökeskus 2010). Suomen metsistä on suojeltu noin 12 %, mutta suojelluista metsistä yli 90 % sijaitsee Pohjois-Suomessa, Lapin, Kainuun ja Pohjois-Pohjanmaan alueella (Luonnonvarakeskus 2016). Etelä-Suomen metsistä suojeltuja on vain noin 4,8 %. Tilanne korostaa metsien suojelun tehostamisen tarvetta erityisesti Suomen eteläosissa.

### **1.3. Linnut reagoivat elinympäristöissään tapahtuviin muutoksiin**

Linnut ovat näkyvä, kuuluva ja paljon tutkittu eläinryhmä, mikä tekee niistä hyviä elinympäristönsä tilan ilmentäjiä, bioindikaattoreita (Gregory ym. 2005). Linnut ovat helposti tunnistettavissa ja laskettavissa. Niiden taksonomia, populaatiobiologia sekä käyttäytyminen tunnetaan hyvin ja ne esiintyvät monissa eri ympäristöissä. Linnut ovat myös melko yleisiä ja pitkäikäisiä, minkä takia ne reagoivat ympäristön muutoksiin niin alueellisesti kuin ajallisestikin. Ravintoketjujen muutokset heijastuvat nopeasti lintuihin, sillä ne ovat lähellä ravintoketjunsä huippuja. Linnuista on myös tarjolla kattavia ja luotettavia pitkäaikaisseuranta-aineistoja, joiden käsittely ja kerääminen on kustannustehokasta. Lisäksi linnuilla on useissa kulttuureissa symbolista arvoa, mistä on hyötyä esimerkiksi perusteltaessa päätäjille ja kansalle luonnonsuojeluhankkeiden merkitystä (Gregory ym. 2005).

Crick (2004) esittelee monipuolisesti sään ja linnuston yhteyttä tarkastelleiden tutkimusten tuloksia: sään tiedetään vaikuttavan paitsi lintujen aineenvaihdunnan muutoksiin ja ravinnonhankintaan myös kumppanin löytämiseen ja pesinnän onnistumiseen. Sään ääri-ilmiöiden on puolestaan havaittu aiheuttavan voimakkaita ja pitkäkestoisia vaikutuksia kokonaiseen lintupopulaatioihin (Stenseth ym.

2002). Kaikkea tätä sään ja linnuston välistä yhteyttä tarkastelevaa aineistoa pystytään hyödyntämään ennustettaessa ilmastonmuutoksen vaikutuksia lintulajeihin ja -yhteisöihin.

Ilmastonmuutoksen on jo nyt todistettu vaikuttavan esimerkiksi lintujen käyttäytymisen aikatauluun, fenologiaan (Bellard ym. 2012). Linnuilla fenologiset muutokset koskevat erityisesti pesintää ja muuttamista (Crick ym. 1997, Pearce-Higgins ym. 2015). Monet tutkimukset ovat osoittaneet, että lintujen muninnan ajankohta on aikaistunut viime vuosikymmenien aikana (Crick ym. 1997, Both ym. 2004, Samplonius ym. 2018). Pesinnän ennustetaan aikaistuvan entisestään, jos keväiden keskilämpötilat jatkavat nousemistaan. Keväiden lämpeneminen vaikuttaa muninnan ajankohdan muuttumisen lisäksi myös lintujen muuttokäyttäytymiseen. Esimerkiksi Euroopassa ja Kanadassa lintujen kevätmuuton on viimeisen viiden vuosikymmenen (1959–2015) aikana havaittu aikaistuneen keskimäärin noin viikolla (A. Lehikoinen ym. 2019b). Paikkalintujen sekä lyhyen matkan muuttajien on havaittu hyötyvän leudoista talvista ja lämpimämmistä keväistä (Pearce-Higgins ym. 2015). Sen sijaan pitkän matkan muuttajien ennustetaan taantuvan ilmaston lämmitessä (Pearce-Higgins ym. 2015).

Toinen näkyvä ilmastonmuutoksen aiheuttama kehityssuunta on lajien levinneisyyksien ja runsauksien muuttuminen (Bellard ym. 2012). Pohjoisella pallonpuoliskolla useiden lintulajien levinneisyydet ovat laajentuneet kohti pohjoista (Thomas & Lennon 1999, Maclean ym. 2008, Lehikoinen ym. 2013). Isossa-Britanniassa pohjoista kohti levittäytymisen nopeuden on havaittu olevan noin kilometrin verran vuodessa (Thomas & Lennon 1999). Myös lintujen runsaudet siirtyvät pohjoista kohti. Suomessa 94 eri lintulajin esiintymistiheyden painopisteen (*mean weighted latitude of density*) todettiin siirtyneen keskimäärin 1,26 kilometriä pohjoiseen 1970- ja 2010-lukujen välisenä aikana (Virkkala & Lehikoinen 2014). Samalla aikavälillä vuoden keskilämpötila nousi Etelä-Suomessa 1,4 °C ja Pohjois-Suomessa 1,7 °C. Runsauksien siirtyminen pystyttiin havaitsemaan sekä lajien levinneisyyksien ydinalueilla että reunoilla. Lintujen runsaussuhteiden muuttuminen saattaa vaikuttaa voimakkaasti paikallisten lintuyhteisöjen rakenteisiin, kun aikaisemmin runsaat lajit siirtävät esiintymisensä painopistettä muualle. Tällä voi olla huomattavia vaikutuksia lintuyhteisöjen toimintaan (Virkkala & Lehikoinen 2014). Suomessa runsauksien siirtyminen pohjoista kohti on ollut voimakkainta Suomessa talvehtivilla lajeilla (Välimäki ym. 2016).

Ilmastonmuutoksen lisäksi linnut reagoivat voimakkaasti elinympäristöjensä tuhoutumiseen, huonontumiseen ja pirstoutumiseen. Lintuyhteisöjen monimuotoisuus laskee elinympäristöjen



pirstoutuessa, mikä johtuu sopeutumiskykyisten generalistilajien määrän kasvusta suhteessa elinympäristöjensä suhteen vaativampiin spesialistilajeihin (Devictor ym. 2008). Monien lintulajien kohdalla elinympäristöjen pirstoutumisesta johtuvat alueelliset sukupuutot liittyvät ravintotilanteen heikkenemiseen, sillä esimerkiksi pirstoutuneet metsälaikut tarjoavat suhteellisesti vähemmän hyönteisravintoa kuin yhtenäiset metsäalueet (Zanette ym. 2000). Heikentynyt ravintotilanne voi puolestaan aiheuttaa linnuille jatkuvaa stressiä, mikä johtaa usein alentuneeseen vastustuskykyyn ja kuolleisuuden kasvuun (Suorsa ym. 2004). Lintujen stressihormonitasojen onkin havaittu olevan korkeampia pirstoutuneissa elinympäristöissä (Suorsa ym. 2004).

Ravinnonpuute ja stressi vaikuttavat suoraan myös lintujen pesinnän onnistumiseen pirstoutuneissa elinympäristöissä (Zanette ym. 2000, Suorsa ym. 2003, Suorsa ym. 2004). Ravintotilanteen ollessa heikko koiras pystyy tuomaan hautovalle naaraalle vähemmän ravintoa, jolloin naaraat joutuvat lähtemään useammin hankkimaan ravintoa itse ja niiden haudonta-aika jää lyhyemmäksi (Zanette ym. 2000). Osittain näistä syistä, pirstoutuneissa ympäristöissä elävien lintujen munat ovat kevyempiä ja poikaset pienempiä kuin yhtenäisemmissä elinympäristöissä elävillä linnuilla (Zanette ym. 2000). Pienempien poikasten selviytyminen on normaalikokoisia epätodennäköisempää, ja emojen tavoin myös poikaset kärsivät heikon ravintotilanteen aiheuttamasta stressistä ja heikentyneestä vastustuskyvystä (Suorsa ym. 2004). Tämän lisäksi pesiin kohdistuvan saalistuspaineen on havaittu olevan voimakkaampaa pirstoutuneissa elinympäristöissä (Tewksbury ym. 2006, Newmark & Stanley 2011).

#### **1.4. Talvi on linnuille raskas vuodenaika**

Pohjoisilla leveysasteilla pitkä ja kylmä talvi rajoittaa voimakkaasti lintujen levinneisyyksiä ja runsauksia. Selviytyäkseen talvista pohjoisimmassa Euroopassa lintujen fysiologian on pystyttävä kestämään alhaisimmat odotettavissa olevat lämpötilat (Cīrule ym. 2017). Lisääntyneen energiantarpeen ja alentuneen ruumiinlämmön vuoksi talvehtivat linnut voivat kärsiä voimakkaasta fysiologisesta stressistä sekä korkeasta kuolleisuudesta erityisesti yllättävien kylmien jaksojen aikana (Krams ym. 2010, 2013). Linnuilla on kuitenkin runsaasti sopeumia talvesta selviämiseen: ne hakeutuvat suojaisimmille ja lämpimimmille paikoille (Vel'ký ym. 2010) ja vähentävät liikkumista (Pakanen ym. 2018b). Monet linnut vaipuvat öisin hypotermian kaltaiseen tilaan kylmimpien jaksojen aikana (McKee & Lovegrove 2002). Linnut voivat myös ehkäistä

lämmönhukkaa höyheniään pörhistämällä (piloerektio) (Hohtola ym. 1980) ja kehon äärialueiden, erityisesti jalkojen, verisuonia supistamalla (Johansen & Bech 1983).

Yleensä linnut pyrkivät selviytymään talvesta nostamalla perusaineenvaihdunnan tasoa (McKechie 2008). Lämpötilan laskiessa tarpeeksi alas perusaineenvaihdunnan tason nostaminen ei kuitenkaan riitä ylläpitämään ruumiinlämpöä, jolloin linnut tuottavat lämpöä värisemällä (Hohtola ym. 1980). Talvella linnut voivat käyttää 20–40 % päivittäisestä energiankulutuksestaan lämmöntuotantoon (Weathers ym. 1984). Kaikille lämmöntuotannon ja lämmittelyn tavoille yhteinen kääntöpuoli kuitenkin on, että niihin käytetty aika vähentää ravinnon hankintaan käytettävissä olevan ajan määrää lyhyiden talvipäivien aikana (Grubb 1978). Toinen merkittävä kompromissiasetelma muodostuu ravinnon hankkimisen ja valppauden välille: kun ravinto on hankittava lyhyemmässä ajassa, käytetään myös petojen välttelemiseen vähemmän energiaa (Pravosudov & Grubb 1995). Alentunut valppaus voi edelleen kasvattaa riskiä joutua petojen saaliiksi.

Pohjois-Euroopassa talvien lämpenemisellä saattaa olla merkittäviä vaikutuksia talvehtiviin lintupopulaatioihin. Lämpimämmät talvet voivat parantaa lintujen hengissä säilymistä (Fraixedas ym. 2015a), ja onnistunut talvehtiminen saattaa edesauttaa pesinnän onnistumisessa, kun talvehtineet linnut ovat ensimmäisinä paikalla valitsemassa parhaita reviirejä (Sæther ym. 2000). Arvioidaan, että Pohjois-Euroopassa talvien keskilämpötilan nousu saattaa äärimmillään nostaa ympäristön kantokykyä talvehtivien lintulajien populaatioiden suhteen lähes 60 % (Sæther ym. 2000). Tämänkaltaisen kehitys voi edelleen johtaa levinneisyysalueiden siirtymisiin sekä lajien runsauksien muutoksiin (Virkkala & Lehikoinen 2014).

Lämpötilan lisäksi myös maankäyttö vaikuttaa lintujen selviytymiseen talvesta, sillä alhaisista lämpötiloista johtuvan stressin on havaittu olevan yhteydessä elinympäristön laatuun (Marra & Holberton 1998, Cīrule ym. 2017). Esimerkiksi hömötiaisten (*Poecile montanus*) on havaittu selviytyvän talvista paremmin vanhoissa kuin nuorissa metsissä (Cīrule ym. 2017). Talvikuoilleisuuden lisääntymisen syyt nuorissa ja pirstoutuneissa metsissä liittyvät sekä ravinnon puutteeseen että saalistuspaineen lisääntymiseen.

Ilmaston lämpeneminen sekä elinympäristöjen häviäminen muodostavat eräänlaisen ihmisen luoman vastavoimaparin: lämpimämmät talvet voivat parantaa lintujen talviselviytymistä etenkin levinneisyyden pohjoisreunalla, mutta toisaalta pirstoutunut ja huonolaatuinen elinympäristö saattaa lisätä talvikuoilleisuutta kylmimpien jaksojen aikana. Jos tilannetta tarkastellaan laajemmin,

ilmaston lämpenemisen ja elinympäristöjen häviämisen muodostaman yhdistelmän ennustetaan olevan luonnon monimuotoisuudelle tuhoisa (Travis 2003, Oliver ym. 2017).

## 1.5. Tutkimusongelma

Tässä tutkielmassa kuvaan, miten talvien ankaruus ja maankäyttö vaikuttavat Suomessa talvehtivien lintujen selviytymiseen. Tavoitteenani on selvittää, onko lintujen selviytymisellä ja talvien ankaruudella havaittavaa yhteyttä, ja voiko laadukas elinympäristö parantaa lintujen hengissä säilymistä kylmimpien jaksojen yli. Pyrin yhdistämään tutkielmani tulokset yleiseen keskusteluun ilmastonmuutoksen ja elinympäristöjen häviämisen vaikutuksista luonnon monimuotoisuudelle. Esimerkkilajeinani käytän neljää Suomessa yleisinä talvehtivaa metsälintulajia: puukiipijää (*Certhia familiaris*), töyhtötiaista (*Lophophanes cristatus*), hömötiaista sekä hippiaistä (*Regulus regulus*).

Tutkielmassani pyrin vastaamaan seuraaviin tutkimuskysymyksiin:

1. Vaikuttaako talven kylmimmän jakson keskilämpötila lintujen talviselviytymiseen?
2. Selviytyvätkö tutkittavat lajit talvesta paremmin metsäisillä alueilla?

Aikaisempien tutkimusten perusteella loin tutkimuskysymyksiin seuraavat ennakkohypoteesit:

1. Linnut selviytyvät paremmin lämpimämmistä talvista.
2. Linnut selviytyvät talvesta paremmin metsäisissä elinympäristöissä.

## 2. Aineisto ja menetelmät

Tarkastellakseni lintujen selviytymistä talvesta tutkin talven keskilämpötilan ja linnuille suotuisan elinympäristön määrän vaikutusta kevättalven laskennoissa havaittuihin lintujen yksilömääriin. Käytin aineistonani Luonnontieteellisen keskusmuseon koordinoimia talvilintulaskenta-aineistoja, Ilmatieteen laitoksen lämpötila-aineistoja sekä Luonnonvarakeskuksen Valtakunnan metsien inventointi -aineistoja. Näiden aineistojen perusteella loin jokaiselle käyttämälleni tutkimuslajille omat mallit, joissa suotuisien elinympäristöjen osuus oli määritelty kunkin lajin ekologia huomioiden.

## 2.1. Tutkittavat lintulajit

Tässä tutkielmassa havainnoin lintujen hengissä säilymistä käyttäen neljää esimerkkilajia: puukiipijää, töyhtötiäistä, hömötiäistä ja hippiäistä. Syitä juuri näiden lajien valintaan oli useita. Ensinnäkin jokainen lajeista talvehtii Suomessa runsaana. Hippiäisellä ja puukiipijällä havaitaan myös Suomen ulkopuolelle suuntautuvaa muuttokäyttäytymistä, kun osa pesivistä kannoista talvehtii muualla (Valkama ym. 2011). Töyhtö- ja hömötiäinen ovat pääsääntöisesti paikkalintuja (Valkama ym. 2011). Paikkalintujen talvesta selviytymistä voidaan tutkia muita lintuja luotettavammin, sillä lintujen pysymiseen samalla alueella läpi talven voidaan jokseenkin luottaa. Tutkittavat lajit, etenkin puukiipijä ja hippiäinen, eivät myöskään merkittävässä määrin vieraile talviruokinoilla, mikä yksinkertaistaa tulosten tulkintaa.

Kaikki tutkittavat lajit suosivat elinympäristöinä metsiä, mikä tekee niistä elinympäristöjensä suhteen spesialistilajeja (Lehikoinen ym. 2017). Esimerkiksi tiäiskillan generalistilajit, tali- ja sinitäinen, viihtyvät myös kulttuuriympäristöissä ja hyödyntävät talviruokintoja useammin kuin töyhtö- ja hömötiäinen (Valkama ym. 2011). Metsien suosiminen elinympäristönä oli tutkielmaani ajatellen tärkeä tutkittavien lajien ominaisuus – sen ansiosta elinympäristön laadun vaikutuksia talvesta selviytymiseen oli mielekästä mallintaa.

Tutkittavien lajien kannat ovat joko vakaita tai taantuvia (Väisänen ym. 2017). Hippiäisten määrä on vähentynyt 1990-luvun alun jälkeen. Töyhtötiäinen on taantunut viimeisten 15–20 vuoden aikana, mutta jaksottaista vaihtelua esiintyy. Hömötiäinen on puolestaan vähentynyt kaikissa elinympäristöissä jo useamman vuosikymmenen ajan. Puukiipijöiden kanta on vaihdellut vailla selkeää suuntausta, mutta hippiäisten tavoin myös niitä esiintyi runsaammin 1990-luvun alussa (Väisänen ym. 2017).

## 2.2. Talvilintulaskennat

Talvilintulaskentoja on suoritettu Suomessa talvesta 1956–1957 alkaen (Hildén ym. 1988). Aluksi laskennat suoritettiin vain keskitalvella, joulun ja loppiaisen välisenä ajanjaksona. Vuonna 1967 mukaan otettiin helmi-maaliskuussa suoritettava kevätlaskenta ja 1975 marraskuun alussa toteutettava syyslaskenta. Reittien elinympäristötyyppien kirjaaminen aloitettiin vuonna 1986. Laskentareittien määrä on lisääntynyt talvilintulaskentojen historian aikana: alkuvuosina kussakin

laskennassa oli mukana noin 400 reittiä, mutta vuosina 1987–2014 laskettiin jokaisena laskentakautena hieman yli 500 reittiä (Hildén ym. 1988, Lehikoinen & Väisänen 2013). Yhteensä laskentoja on historian saatossa suoritettu yli 4400 reitillä. Hildén ym. (1988) esittelevät yksityiskohtaisesti talvilintulaskentojen tavoitteet sekä laskennoissa noudatettavat ohjeistukset.

Talvilintulaskentojen tavoitteena on selvittää Suomessa talvehtivien lintujen levinneisyyksiä, runsauksia sekä elinympäristöjä (Hildén ym. 1988). Lisäksi laskennoissa pyritään tarkastelemaan lintujen levinneisyyksissä ja runsauksissa tapahtuvia muutoksia niin talven aikana, vuosien välillä kuin pidemmälläkin ajanjaksoilla. Laskenta-aineiston avulla voidaan myös tutkia lintujen talvikuolleisuuteen, vuosittaiseen esiintymiseen sekä pitkäaikaismuutoksiin vaikuttavia tekijöitä. Laskennat antavat kattavan yleiskuvan Suomen lintutilanteesta talven aikana. Lintulajien keskinäisiä runsaussuhteita ei laskenta-aineistosta voida kuitenkaan päätellä, sillä lajien havaittavuudet eroavat toisistaan (Hildén ym. 1988).

Laskijalla on suuri vapaus talvilintulaskentareitin suunnittelussa (Hildén ym. 1988). Reitin pituus suositellaan päätettävän siten, että keskitalven laskennassa reitin kiertämiseen kuluisi päivän koko valoisa aika. Käytännössä tämä tarkoittaa Etelä-Suomessa 8–12 ja Pohjois-Suomessa 5–10 kilometrin matkaa. Reitillä kannattaa mahdollisuuksien mukaan välttää kulkemasta pitkiä matkoja kahden eri elinympäristön (esim. pellon ja metsän) rajaa pitkin. Elinympäristöt pyritään määrittämään etukäteen kartalta. Peruseriaatteena on, että sama reitti laskettaisiin laskentajaksosta ja talvesta toiseen mahdollisimman samankaltaisesti, ja vaikka reitin elinympäristöt muuttuisivatkin esimerkiksi ihmistoiminnan takia, olisi itse reitin kulku hyvä pitää samana. Näin voidaan parantaa lintujen kannanvaihteluiden seuraamisen luotettavuutta. Itse laskeminen suoritetaan joko yksin tai pienissä ryhmissä. Laskennan aikana reitti kuljetaan rauhallisesti läpi, ja kaikki reitin aikana havaitut (näkö- ja kuulohavainnot) lintuyksilöt kirjataan muistiin havaintoetäisyydestä riippumatta. Lisäksi kirjataan elinympäristö, jossa yksilöt on havaittu (Hildén ym. 1988).

Tässä tutkielmassa tarkastelen lintujen talvesta selviytymistä vertaamalla keskitalven laskentojen yksilömääriä kevätlaskentojen yksilömääriin. Tämä vertaaminen ei luonnollisestikaan tarjoa absoluuttista tietoa lintujen hengissä säilymisestä, sillä lintujen havaittavuus voi muuttua laskentakausien välillä esimerkiksi laulamisen lisääntyessä kevättä kohti siirryttäessä (Dawson ym. 2001, Ball ym. 2002). Sen sijaan keskitalven ja kevään laskentojen yksilömäärien vertaaminen kertoo suhteellisista muutoksista lintujen runsauksissa, mikä kuvastaa lintujen oletettua talvesta hengissä säilymistä.

Tutkielman aineistoksi valittujen talvilintulaskentareittien täytyi täyttää neljä eri kriteeriä. Ensinnäkin reitiltä täytyi olla saman talven aikana kerättyä laskenta-aineistoa sekä keskitalven että kevään jaksoilta. Tämän vuoksi ennen vuotta 1967 suoritettuja laskentoja ei voitu huomioida. Reitin alueelta täytyi myös olla saatavissa Valtakunnan metsien inventointi -aineistoa. Tämä kriteeri rajasi reittien määrää huomattavasti, sillä aineistoon voitiin sisällyttää vain vuosien 2004–2014 aikana lasketut reitit. Myös reitin alueen lämpötila-aineiston oli oltava olemassa. Lisäksi aineistoon otettiin mukaan vain ne reitit ja vuodet, joilla oli samalta talvelta joko talvi- tai kevätlaskentajaksoilta vähintään yksi havainto puukiipijästä, hömötiaisesta, työhtötiaisesta tai hippiaisesta. Lopulliseen aineistoon sisältyi 431 reittiä puukiipijälle, 437 reittiä työhtötiaiselle, 515 reittiä hömötiaiselle ja 442 reittiä hippiaiselle.

### **2.3. Lämpötila-aineisto**

Lintujen talvesta selviytymisen ja talven ankaruuden suhteen tarkasteleminen edellytti, että tilastollisiin analyyseihin valittujen talvilintulaskentareittien alueiden vuosittaiset keskilämpötilat olivat tiedossa. Käytössäni oli Ilmatieteen laitoksen aineisto, jossa kunkin talvilintulaskentareitin alueen lämpötila oli määritetty lähimmillä säähavaintoasemilla mitattujen lämpötilojen mukaisesti interpoloimalla. Tällä menetelmällä lämpötila saadaan määritettyä 10 x 10 kilometrin kokoisen ruudun tarkkuudella (Venäläinen ym. 2005). Koska tutkimukseni tarkoituksena oli talvi- ja kevätkauden laskentojen yksilömäärien vertaaminen, sain käyttööni aineiston, jossa jokaista vuotta ja reittiä kohden oli laskettu tammi-helmikuun lämpötilojen keskiarvo. Tämä keskiarvo kuvastaa hyvin talven ankaruutta, sillä talven kylmimmät ajanjaksot sijoittuvat yleensä juuri tammi- ja helmikuiden ajalle (Ilmatieteen laitos 2018). Tammi-helmikuun voi tästä syystä olettaa olevan myös merkittävin lintujen talvikuoletisuuteen vaikuttava ajanjakso.

Talvilintulaskentareittien sijainneilla ja lämpötiloilla oli vahva riippuvuussuhde: pohjoisessa ja idässä sijaitsevien reittien lämpötilat olivat alhaisempia kuin etelässä ja lännessä sijaitsevien reittien lämpötilat. Poistaakseni tämän kahden muuttujan välisen riippuvuuden keskitin lämpötilat, jolloin sain reitti- ja lajikohtaisten lämpötilojen keskiarvoksi arvon 0. Suoritin keskittämisen vähentämällä reitti-, vuosi- ja lajikohtaisesta tammi-helmikuun keskilämpötilasta saman reitin ja lajin kaikkien vuosien lämpötilojen keskiarvon. Tällä tavoin sain laskettua jokaiselle reitille, vuoden ja lajin yhdistelmälle oman lämpötilapoikkeaman. Näin toimimalla pystyin tilastollisia analyysejä tehdessäni erottamaan laskentareitin lämpötilan ja maantieteellisen sijainnin toisistaan.

## 2.4. Maankäyttöaineisto

Maankäytön ja lintujen talvesta selviytymisen yhteyden selvittämisen edellytyksenä oli, että aineistoon valittujen reittien alueilta oli saatavissa tarkkaa maankäyttöaineistoa. Sain käyttööni alkujaan Luonnonvarakeskuksen Valtakunnan metsien inventointi (VMI) -seurantajärjestelmässä tuotettua maankäyttöaineistoa, jossa tarkastellun alueen maankäyttö oli luokiteltu eri metsätyyppien lisäksi muun muassa soihin, peltoihin, vesistöihin ja rakennettuihin alueisiin. Aineiston keräämisessä oli käytetty niin sanottua monilähdeinventointia, jossa hyödynnetään maastomittausten lisäksi myös satelliittikuvia, numeerisia peruskarttoja sekä korkeusmalleja (Luonnonvarakeskus 2015). Näin kerätty aineisto kuvaa alueen maankäyttöä huomattavasti tarkemmin kuin pelkkiin maastomittauksiin perustuva inventointi. Aineistossani maankäyttötyypin määrittämisessä käytetyn pikselin koko vaihteli vuodesta riippuen 25 x 25 metrin ruudusta (2005) 16 x 16 metrin ruutuun (2013).

Käyttämässäni aineistossa talvilintulaskentareittien alueiden maankäyttö oli valmiiksi määriteltä. Kartalle merkityn reitin ympärille oli muodostettu 300 metrin levyinen puskurivyöhyke, jolla eri maankäyttöluokkien pinta-alat oli ilmoitettu neliömetreinä. Puskurivyöhykkeen leveys perustui oletukseen, jonka mukaan hyvissä olosuhteissa lajit voidaan havaita tältä etäisyydeltä. Lisäksi laajempi puskurivyöhyke kuvaa alueen elinympäristöjen laatua paremmin kuin hyvin kapea, esimerkiksi 50 metrin, puskurivyöhyke. Rajasin maankäyttöaineistosta aluksi pois ne reitti-vuosi - yhdistelmät, joihin satelliittikuvan pinta-alasta yli 20 % oli pilvien peitossa. Tämän jälkeen laskin jokaiselle reitille vuosi- ja lintulajikohtaisen suotuisan elinympäristön osuuden puskurivyöhykkeen pinta-alasta.

Suotuisan elinympäristön määrittämisessä pyrin huomioimaan lintulajien ekologian (Valkama ym. 2011, Lehtikainen ym. 2017). Hippiaiselle laskettiin vain varttuneen kuusikon sekä varttuneen kasvatuskuusikon osuudet (taulukko 1), sillä hippiainen viihtyy lähes yksinomaan kuusikoissa (Valkama ym. 2011). Töyhtötiainen tiedetään karttavan lehtimetsiä, joten lajille laskettiin vain varttuneiden havu- ja sekametsien sekä varttuneiden kasvatushavumetsien ja kasvatussekametsien osuudet. Puukiipijä ja hömötiainen viihtyvät kaikissa metsätyypeissä (Valkama 2011), joten niille laskettiin kaikkien varttuneiden metsien sekä varttuneiden kasvatusmetsien osuudet.

Käytössäni oli Valtakunnan metsien inventointi -aineistoa vuosilta 2005, 2007, 2009 ja 2013. Koska halusin tarkastella tässä tutkielmassa mahdollisimman pitkää ajanjaksoa, käytin inventointien väliin

jäävien vuosien aineistona aina lähimmän mahdollisen vuoden aineistoa (vuoden 2005 maankäyttöaineisto vuosien 2004–2006 lintuaineistolle, vuoden 2007 maankäyttöaineisto vuosien 2007–2008 lintuaineistolle ja niin edelleen). Vuoden 2011 maankäyttöaineistona käytin vuosien 2009 ja 2013 maankäyttöaineistojen keskiarvoa. Näin pystyin muodostamaan VMI-aineistosta tilastollisiin analyyseihin soveltuvan 11 vuoden mittaisen aikasarjan vuosilta 2004–2014. Koska kaikille reiteille ei ollut saatavissa käyttökelpoista maankäyttöaineistoa kaikilta vuosilta, tässä työvaiheessa karsiutui pois monia reitti-vuosi -yhdistelmiä lopullisesta aineistosta.

Taulukko 1. Valtakunnan metsien inventointi -aineistossa käytetty varttuneiden metsien luokittelu.

Puustoluokka	Ehdot
Varttunut kuusikko	Tilavuus $\geq 200\text{m}^3/\text{ha}$ ja kuusen osuus $\geq 50\%$
Varttunut männikkö	Tilavuus $\geq 200\text{m}^3/\text{ha}$ ja männyn osuus tilavuudesta $\geq 50\%$
Varttunut lehtimetsä	Tilavuus $\geq 200\text{m}^3/\text{ha}$ ja lehtipuiden (koivu + muut lehtipuut) osuus $\geq 50\%$
Varttunut kuusi-sekametsä	Tilavuus $\geq 200\text{m}^3/\text{ha}$ ja kuusi $< 50\%$ ja mänty $< 50\%$ ja lehtipuut $< 50\%$ ja kuusi $\geq$ mänty
Varttunut mänty-sekametsä	Tilavuus $\geq 200\text{m}^3/\text{ha}$ ja kuusi $< 50\%$ ja mänty $< 50\%$ ja lehtipuut $< 50\%$ ja kuusi $<$ mänty
Varttunut kasvatuskuusikko	Tilavuus $\geq 150$ ja $< 200\text{m}^3/\text{ha}$ ja kuusen osuus $\geq 50\%$
Varttunut kasvatusmännikkö	Tilavuus $\geq 150$ ja $< 200\text{m}^3/\text{ha}$ ja männyn osuus tilavuudesta $\geq 50\%$
Varttunut kasvatuslehtimetsä	Tilavuus $\geq 150$ ja $< 200\text{m}^3/\text{ha}$ ja lehtipuiden (koivu + muut lehtipuut) osuus $\geq 50\%$
Varttunut kasvatuskuusi-sekametsä	Tilavuus $\geq 150$ ja $< 200\text{m}^3/\text{ha}$ ja kuusi $< 50\%$ ja mänty $< 50\%$ ja lehtipuut $< 50\%$ ja kuusi $\geq$ mänty
Varttunut kasvatusmänty-sekametsä	Tilavuus $\geq 150$ ja $< 200\text{m}^3/\text{ha}$ ja kuusi $< 50\%$ ja mänty $< 50\%$ ja lehtipuut $< 50\%$ ja kuusi $<$ mänty



## 2.5. Tilastolliset menetelmät

Selvitin lintujen oletettua talvesta selviytymistä tilastollisesti tarkastelemalla keskitalven ja kevään lintulaskentojen yksilömäärien välistä suhdetta. Mallinsin kevään laskennoissa havaittujen lintujen lukumäärää yleistettyjä lineaarisia sekamalleja (*generalised linear mixed-effects model, GLMM*) käyttäen. Käytin kevään lukumääriin vaikuttavina kiinteinä selittävinä muuttujina keskitalven laskennoissa havaittujen lintujen lukumäärää, laskentareitin alueen tammi-helmikuun keskilämpötiloista johdettua lämpötilapoikkeamaa (jatkossa talvilämpötila), suotuisan elinympäristön osuutta laskentareitin alueesta, reitin sijainnin osoittavia koordinaatteja (pohjois- ja itäkoordinaatit) sekä reitin pituutta. Lajin keskitalven laskentojen havaintomäärä huomioi lajin aikaisemman runsauden, minkä ansiosta malli tarkastelee kannan muutosta – tässä tapauksessa hengissä säilymistä (autoregressiivinen malli). Koordinaattilukemat huomioivat mahdollisia alueellisia runsauseroja. Laskentareitin pituus puolestaan huomioi havainnoinnin määrää, sillä pitemmillä reiteillä havaitaan keskimäärin enemmän lintuja kuin lyhyemmillä reiteillä.

Lintujen esiintymisen ajallisen ja alueellisen vaihtelun huomiodakseni sisällytin malleihini satunnaismuuttujina (*random factor*) laskentareitin sekä -vuoden. Näiden satunnaismuuttujien käyttäminen oli tärkeää, koska ne antoivat jokaiselle vuodelle ja reitille oman vakioterminsä. Vuodet ja reitit vaikuttavat havaittujen lintujen lukumääriin, minkä takia ne täytyi sisällyttää analyyseihin. Tutkimuksessani vuosista ja reiteistä johtuva runsauksien vaihtelu ei kuitenkaan ollut varsinainen kiinnostuksen kohde.

Mallinnuksessa käytin vastemuuttujan virhejakaumana negatiivista binomijakaumaa, koska vastemuuttujan arvot olivat positiivisia kokonaislukuja, lintujen lukumääriä. Vastemuuttuja oli voimakkaasti ylidispersoitunut, mikä johtui nollien suuresta määrästä aineistossa. Negatiivinen binomijakauma huomioi tämän hyvin. Kokeilin myös Poisson-jakauman käyttämistä virhejakaumana, mutta se heikensi mallien selitystehoa ja toi lisäksi mukanaan mallien konvergointiongelmiä.

Yleistetyt lineaariset sekamallit tarkastelevat vastemuuttujaa (tässä tapauksessa kevään laskennoissa havaittujen lintujen lukumäärää) logaritmisella asteikolla, minkä vuoksi otin ennen mallien rakentamista luonnollisen logaritmin myös keskitalven laskennoissa havaittujen lintujen lukumäärästä sekä reittien pituudesta. Lintujen lukumääriin lisättiin yksi ( $\ln(\text{lukumäärä} + 1)$ ), jotta myös nollahavainnot voitiin sisällyttää analyyseihin. Lisäksi standardoin kaikki vastemuuttujaa

selittävät kiinteät muuttujat siten, että niiden keskiarvoksi tuli nolla ja keskihajonnaksi yksi. Tämä mahdollisti vastemuuttujaa selittävien muuttujien suoran vertailun tuloksia tarkasteltaessa ja poisti mallien konvergoitumisongelmat. Selittävien muuttujien väliset korrelaatiot olivat itseisarvoiltaan alle 0,5, eli en havainnut merkittävää kollineaarisuutta muuttujien välillä (Booth ym. 1994). Loin jokaiselle tutkimalleni lintulajille oman mallin, koska olin laskenut kaikille esimerkkilajeille lajikohtaisen suotuisan elinympäristön osuuden laskentareittien alueesta ja jokaisen lajin vuosi-reitti-yhdistelmien määrä oli uniikki.

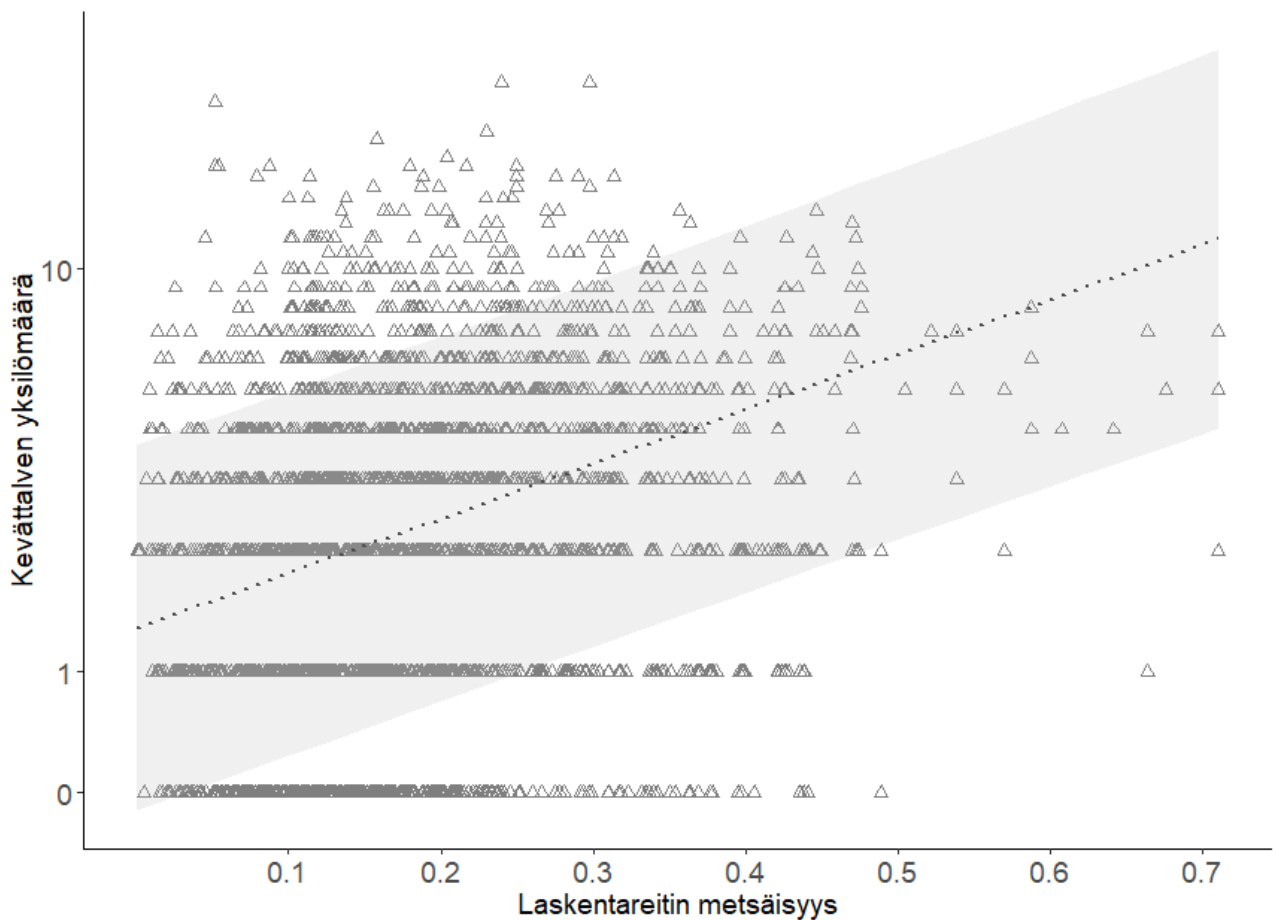
Mallien ajamisen jälkeen tarkastin kaikkien mallien jäännösvaihtelun homoskedastisuuden. Totesin residuaalien olevan kaikissa parhaissa malleissa normaalisti jakautuneita, ja myös jäännösvaihtelun lineaarisuus toteutui tyydyttävästi. Lisäksi tarkastin, etteivät aineiston alueelliset muuttujat olleet spatiaalisesti autokorreloituneita. En havainnut autokorrelaatiota, minkä vuoksi pystyin toteamaan myös maantieteellisesti lähellä toisiaan sijaitsevien laskentareittien välisten erojen olevan todellisia. Suoritin kaikki tilastolliset analyysit käyttämällä Windows-pohjaista R-ohjelmistoa (R version 3.5.2 (2018-12-20) -- "Eggshell Igloo", The R Foundation for Statistical Computing). Yleistettyjen lineaaristen sekamallien luomisessa käytin R-ohjelmiston glmmTMB-pakettia (Brooks ym. 2017). Spatiaalisen autokorrelaation tarkastamisessa käytin puolestaan R-ohjelmiston ncf-pakettia (Bjornstad 2019).

### 3. Tulokset

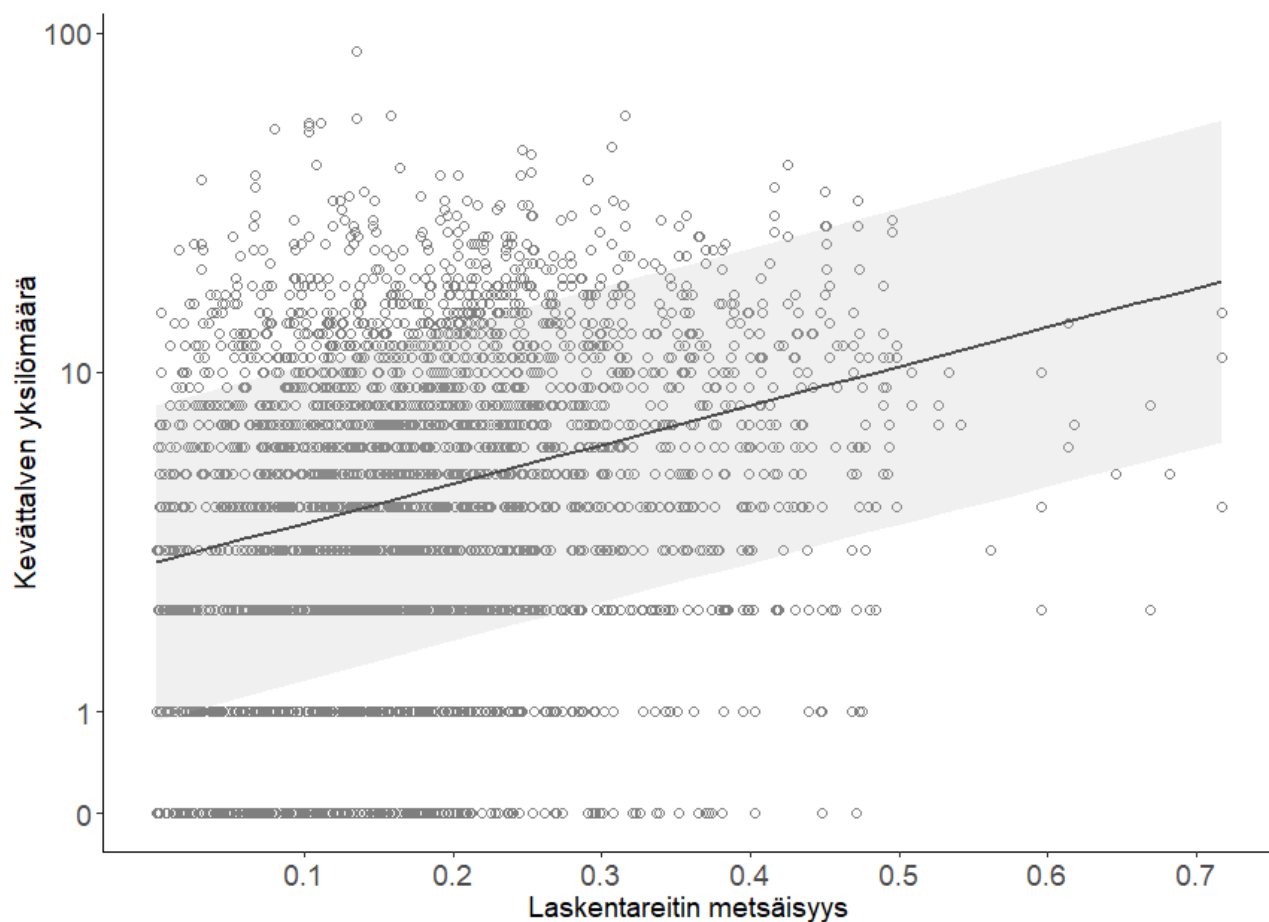
Tutkin neljän lintulajin selviytymistä talvesta vuosina 2004–2014 yhteensä 527 talvilintulaskentareitiltä kerätyn aineiston perusteella. Aineistossani oli yhteensä 6 463 havaintoa puukiipijästä, 16 530 havaintoa töyhtötiaisesta, 44 748 havaintoa hömötiaisesta sekä 19 828 havaintoa hippiäisistä. Kaikkia lajeja havaittiin kevään laskennoissa vähemmän kuin keskitalven laskennoissa (puukiipijöitä keskitalvella yhteensä 3 290 ja keväällä 3 173, töyhtötiaisia keskitalvella yhteensä 8 484 ja keväällä 8 046, hömötiaisia keskitalvella yhteensä 23 277 ja keväällä 21 471, hippiäisiä keskitalvella yhteensä 13 595 ja keväällä 6 233). Aineistoni mukaan keskitalven laskennoissa yhdellä reitillä havaittiin keskimäärin 1,57 puukiipijää, 3,24 töyhtötiaista, 7,27 hömötiaista ja 5,76 hippiäistä. Kevään laskennoissa vastaavat luvut olivat 1,52 puukiipijää, 3,08 töyhtötiaista, 6,71 hömötiaista ja 2,64 hippiäistä.

### 3.1. Laadukas elinympäristö parantaa lintujen selviytymistä talvesta

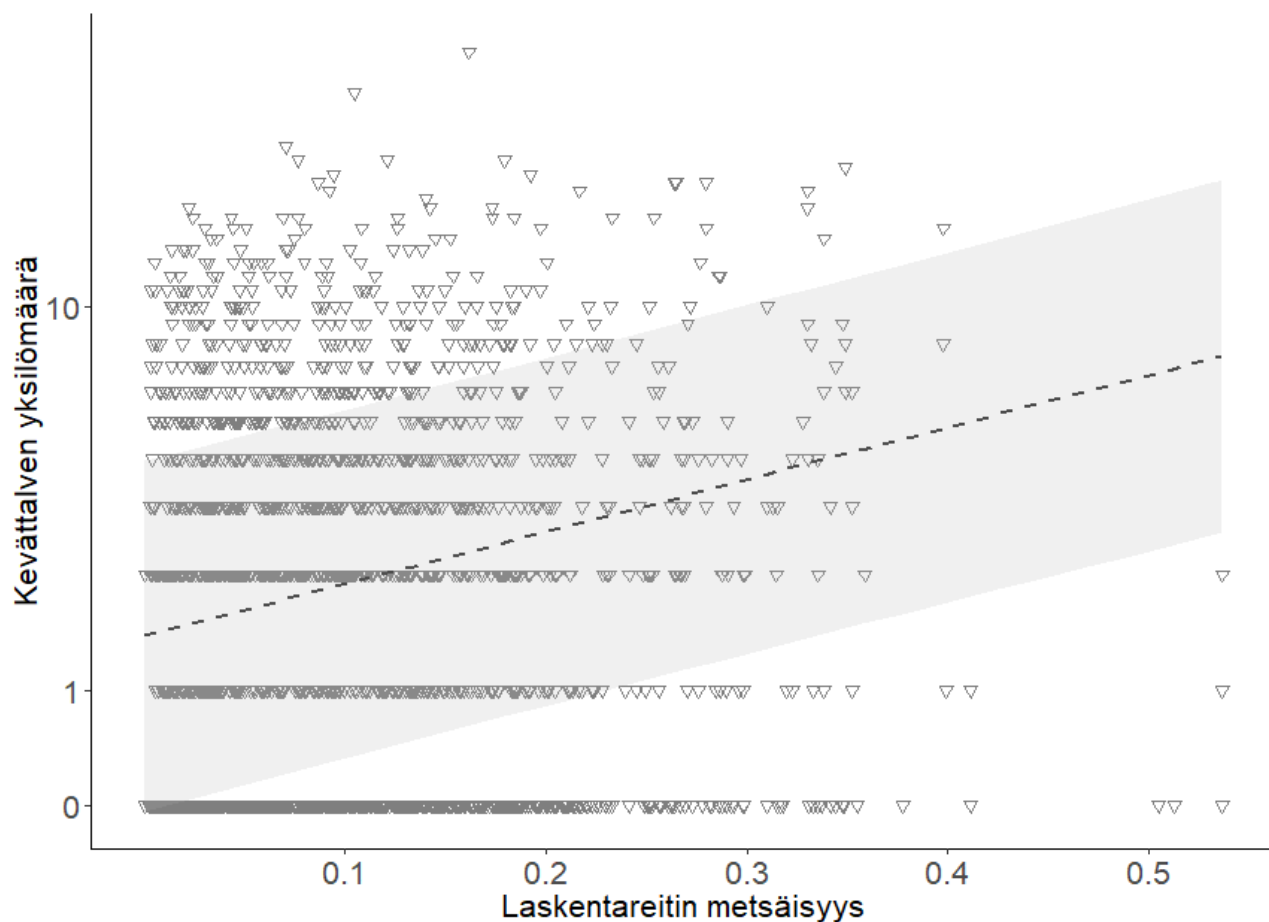
Määritettyäni jokaiselle tutkimalleni lintulajille suotuisan elinympäristötyypin pystyin tarkastelemaan, oliko oletetun talvesta selviytymisen ja lajikohtaisen suotuisan elinympäristön määrän välillä yhteyttä. Kaikkien lajien selviytyminen talvesta parantui suotuisan elinympäristön määrän lisääntyessä. Voimakkaimmat yhteydet elinympäristön metsän määrän ja oletetun talvesta selviytymisen välillä havaitsin töyhtöiaisella (kulmakerroinestimaatti = 0,35; keskivirhe (SE)  $\pm 0,03$ ;  $p < 0,001$ ; kuva 1, taulukko 2) ja hömötiaisella (kulmakerroinestimaatti = 0,30; SE  $\pm 0,03$ ;  $p < 0,001$ ; kuva 2, taulukko 3). Myös hippiaisellä (kulmakerroinestimaatti = 0,15; SE  $\pm 0,05$ ;  $p < 0,01$ ; kuva 3, taulukko 4) ja puukiipijällä (kulmakerroinestimaatti = 0,14; SE  $\pm 0,03$ ;  $p < 0,001$ ; kuva 4, taulukko 5) metsän määrän vaikutus oletettuun selviytymiseen oli erittäin merkitsevä, mutta suuntaus ei ollut niin voimakas kuin töyhtöiaisella ja hömötiaisella.



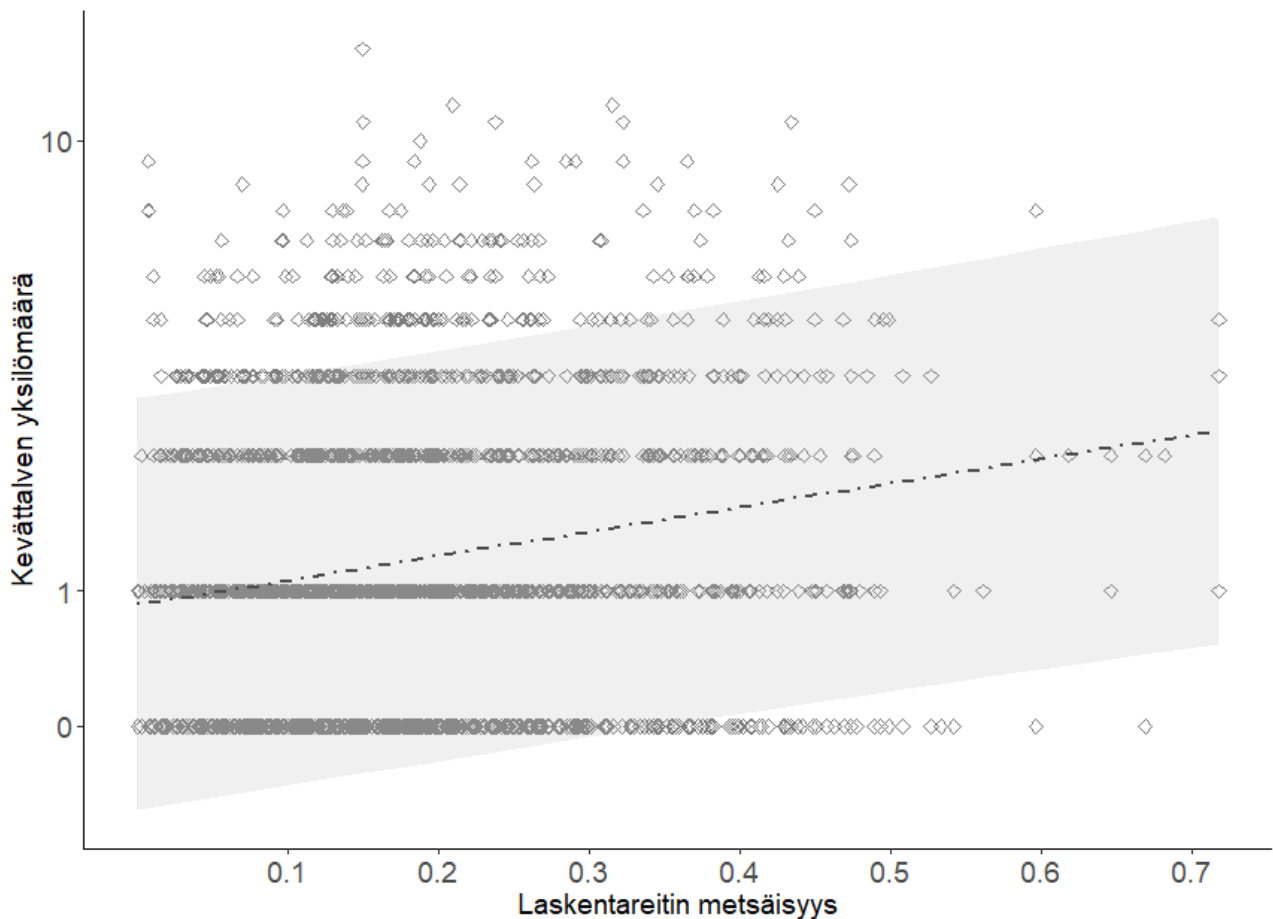
Kuva 1. Metsäisyyden määrän yhteys töyhtöiaisen talviseen hengissä säilymiseen. Kuvaajan x-akseli vastaa lajikohtaisesti määritetyn suotuisan metsäelinympäristön määrää laskentareitin alueesta. Kevään laskennoissa havaittu töyhtöiaisten yksilömäärä on esitetty y-akselilla. Kuvaajan suora on ennuste mallista, joka on esitelty taulukossa 2. Varjostettu alue kuvaa mallin 95 %:n luottamusväliä. Huomaa, että y-akseli on analyysistä vastaten logaritmisella asteikolla.



Kuva 2. Metsäisyyden määrän yhteys hömötiaisen talviseen hengissä säilymiseen. Kuvaajan x-akseli vastaa lajikohtaisesti määritetyn suotuisan metsäelinympäristön määrää laskentareitin alueesta. Kevään laskennoissa havaittu hömötiaisten yksilömäärä on esitetty y-akselilla. Kuvaajan suora on ennuste mallista, joka on esitelty taulukossa 3. Varjostettu alue kuvaa mallin 95 %:n luottamusväliä. Huomaa, että y-akseli on analyysistä vastaten logaritmisella asteikolla.



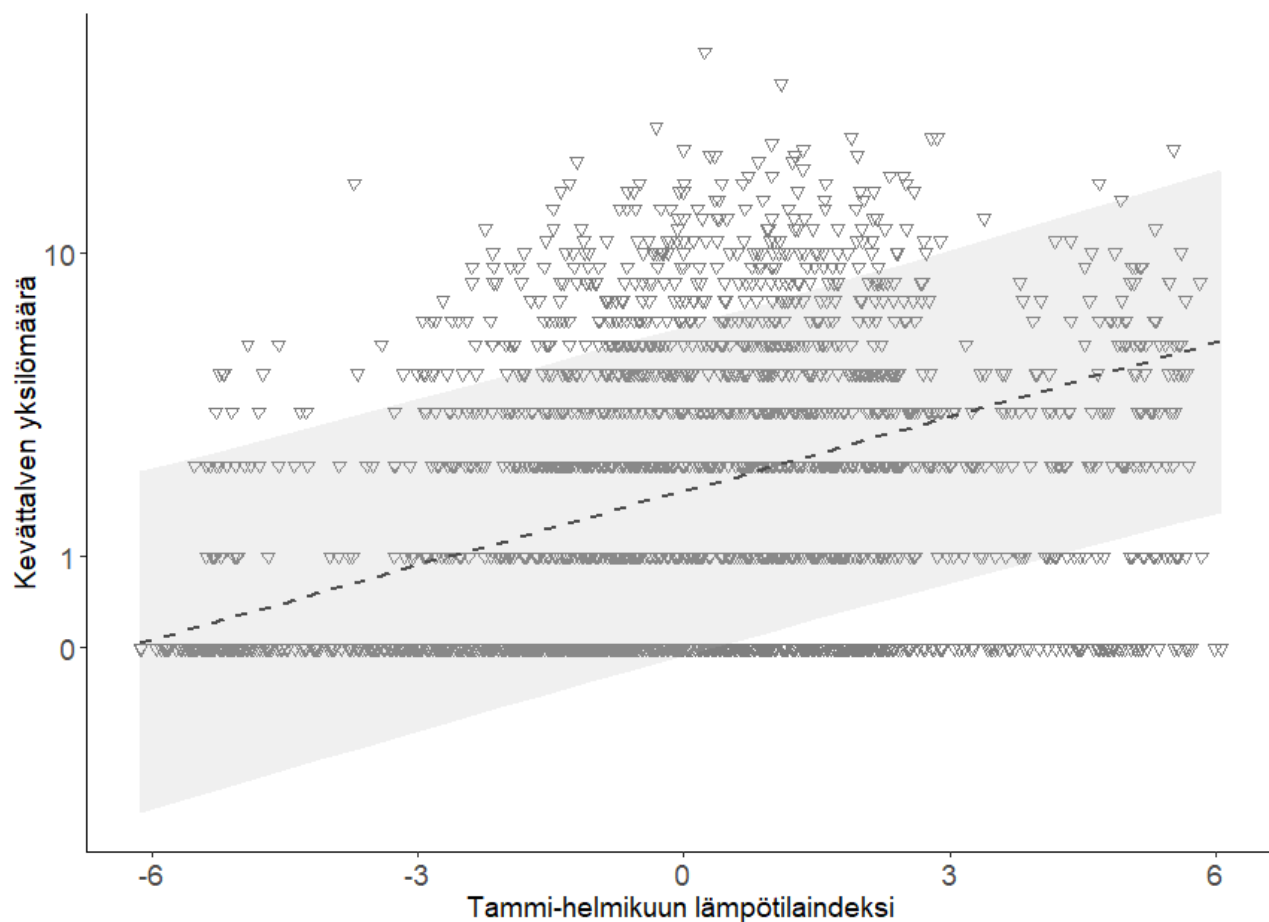
Kuva 3. Metsäisyyden määrän yhteys hippiäisen talviseen hengissä säilymiseen. Kuvaajan x-akseli vastaa lajikohtaisesti määritetyn suotuisan metsäelinympäristön määrää laskentareitin alueesta. Kevään laskennoissa havaittu hippiäisten yksilömäärä on esitetty y-akselilla. Kuvaajan suora on ennuste mallista, joka on esitelty taulukossa 4. Varjostettu alue kuvaa mallin 95 %:n luottamusväliä. Huomaa, että y-akseli on analyysistä vastaten logaritmisella asteikolla.



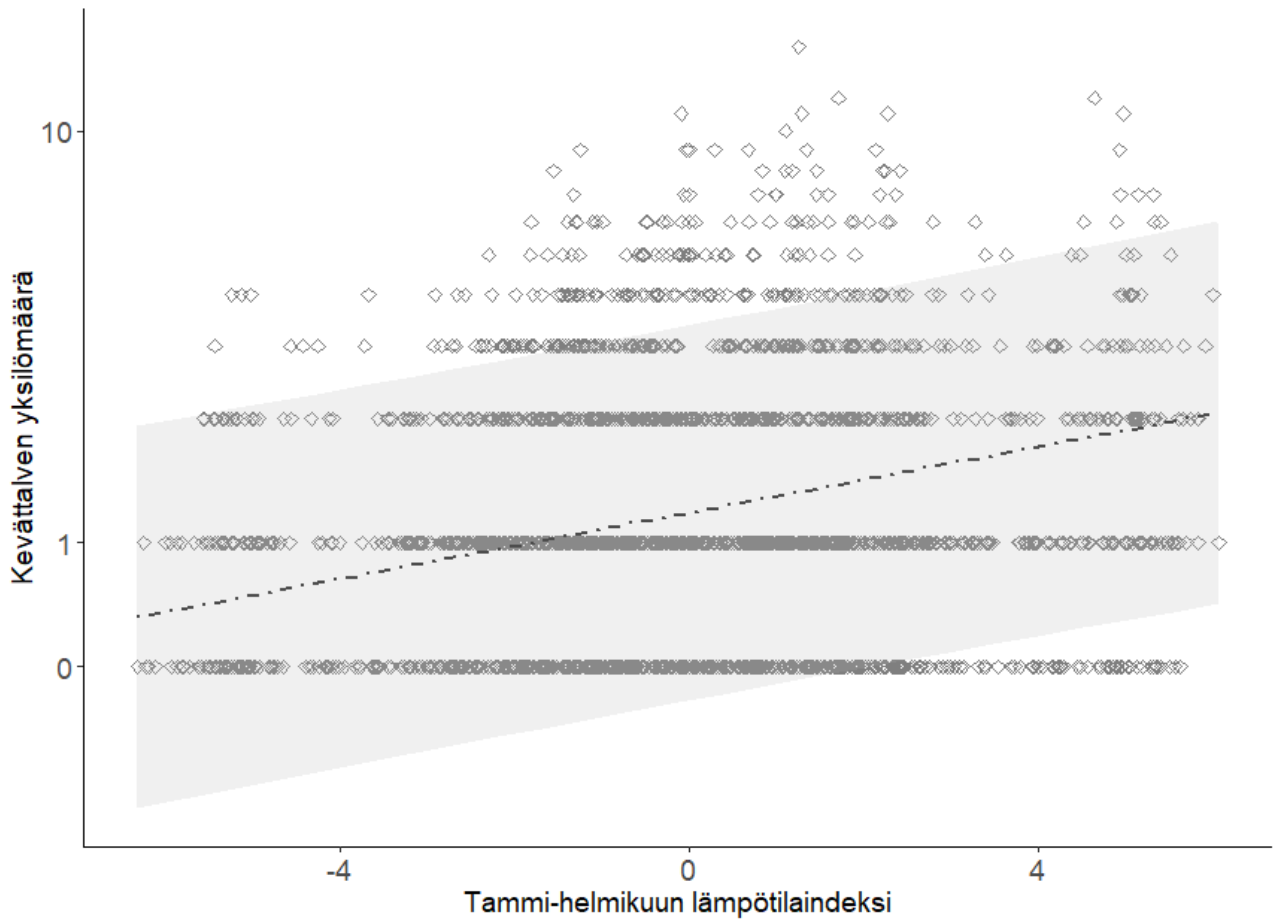
Kuva 4. Metsäisyyden määrän yhteys puukiipijän talviseen hengissä säilymiseen. Kuvaajan x-akseli vastaa lajikohtaisesti määritetyn suotuisan metsäelinympäristön määrää laskentareitin alueesta. Kevään laskennoissa havaittu puukiipijöiden yksilömäärä on esitetty y-akselilla. Kuvaajan suora on ennuste mallista, joka on esitelty taulukossa 5. Varjostettu alue kuvaa mallin 95 %:n luottamusväliä. Huomaa, että y-akseli on analyysistä vastaten logaritmisella asteikolla.

### 3.2. Osa lintulajeista hyötyy lämpimämmistä talvista

Keskitettyjä lämpötiloja käyttäessäni pystyin tarkastelemaan, oliko vuosittaisella lämpötilan vaihtelulla vaikutusta lintujen talvesta selviytymiseen yhden laskentareitin sisällä. Korkeampi talvilämpötila ei parantanut johdonmukaisesti kaikkien lintulajien oletettua hengissä säilymistä. Tutkimistani lajeista hippäinen (kulmakerroinestimaatti = 0,48; SE  $\pm$ 0,07;  $p < 0,001$ ; kuva 5, taulukko 4) ja puukiipijä (kulmakerroinestimaatti = 0,23; SE  $\pm$ 0,05;  $p < 0,001$ ; kuva 6, taulukko 5) hyötyivät lämpimämmistä talvista huomattavasti. Hippäisellä suuntauksen voimakkuus oli yli kaksinkertainen puukiipijään verrattuna. Töyhtötiaisen (kulmakerroinestimaatti = 0,06; SE  $\pm$ 0,04;  $p = 0,17$ ; kuva 7, taulukko 2) ja hömötiaisen (kulmakerroinestimaatti = 0,03; SE  $\pm$ 0,04;  $p = 0,42$ ; kuva 8, taulukko 3) talvesta selviytyminen ei puolestaan parantunut talvilämpötilan noustessa.

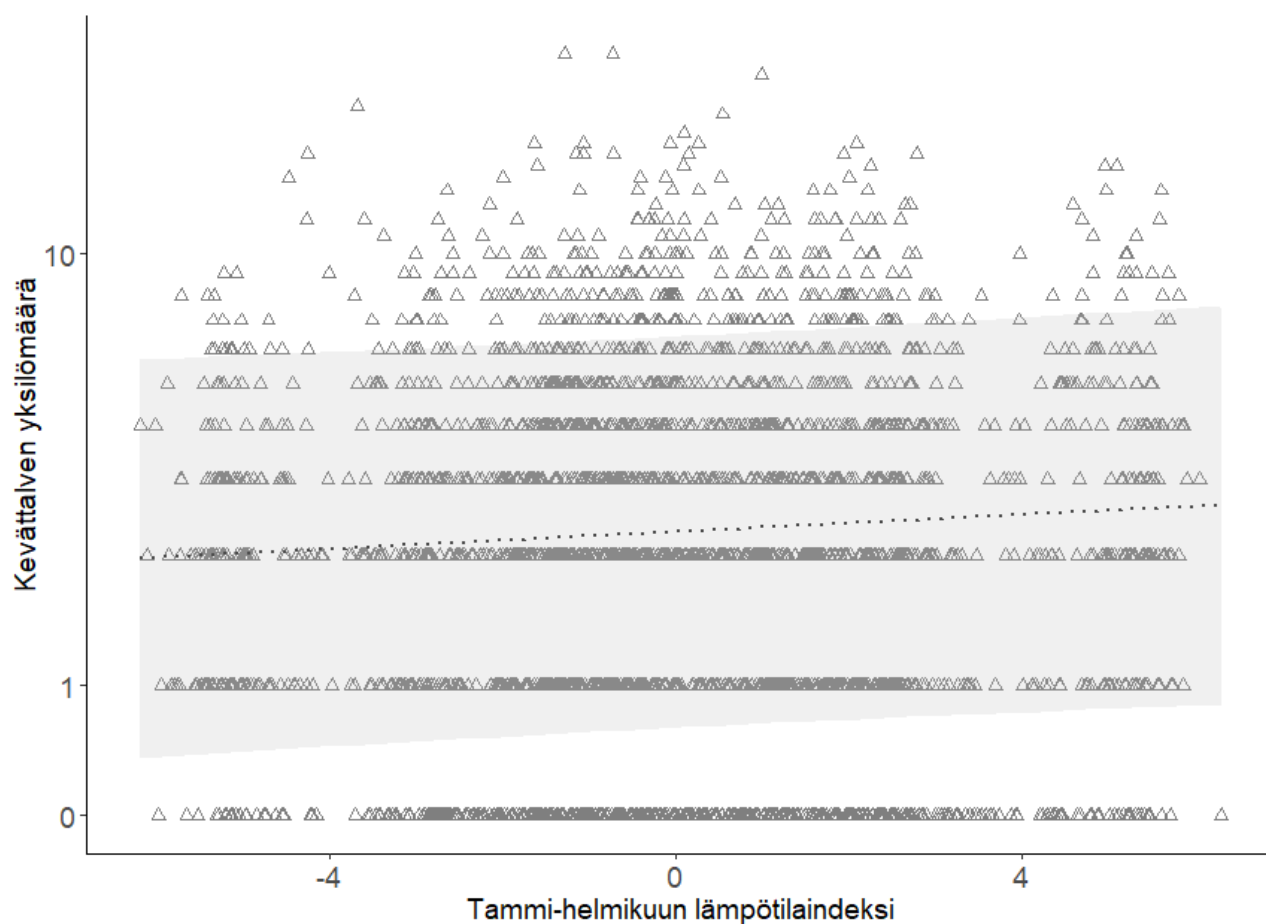


Kuva 5. Tammi-helmikuun keskilämpötilan yhteys hippiäisen talviseen hengissä säilymiseen. Kuvaajan x-akseli vastaa tammi-helmikuun keskilämpötiloista johdettua lämpötilaindeksiä, joka kuvaa talven keskilämpötilan poikkeamaa koko tutkitun ajanjakson talvien keskilämpötiloista laskentareitin alueella. Kevään laskennoissa havaittu lintujen yksilömäärä on esitetty y-akselilla. Kuvaajan suora on ennuste mallista, joka on esitelty taulukossa 4. Varjostettu alue kuvaa mallin 95 %:n luottamusväliä. Huomaa, että y-akseli on analyysijä vastaten logaritmisella asteikolla.

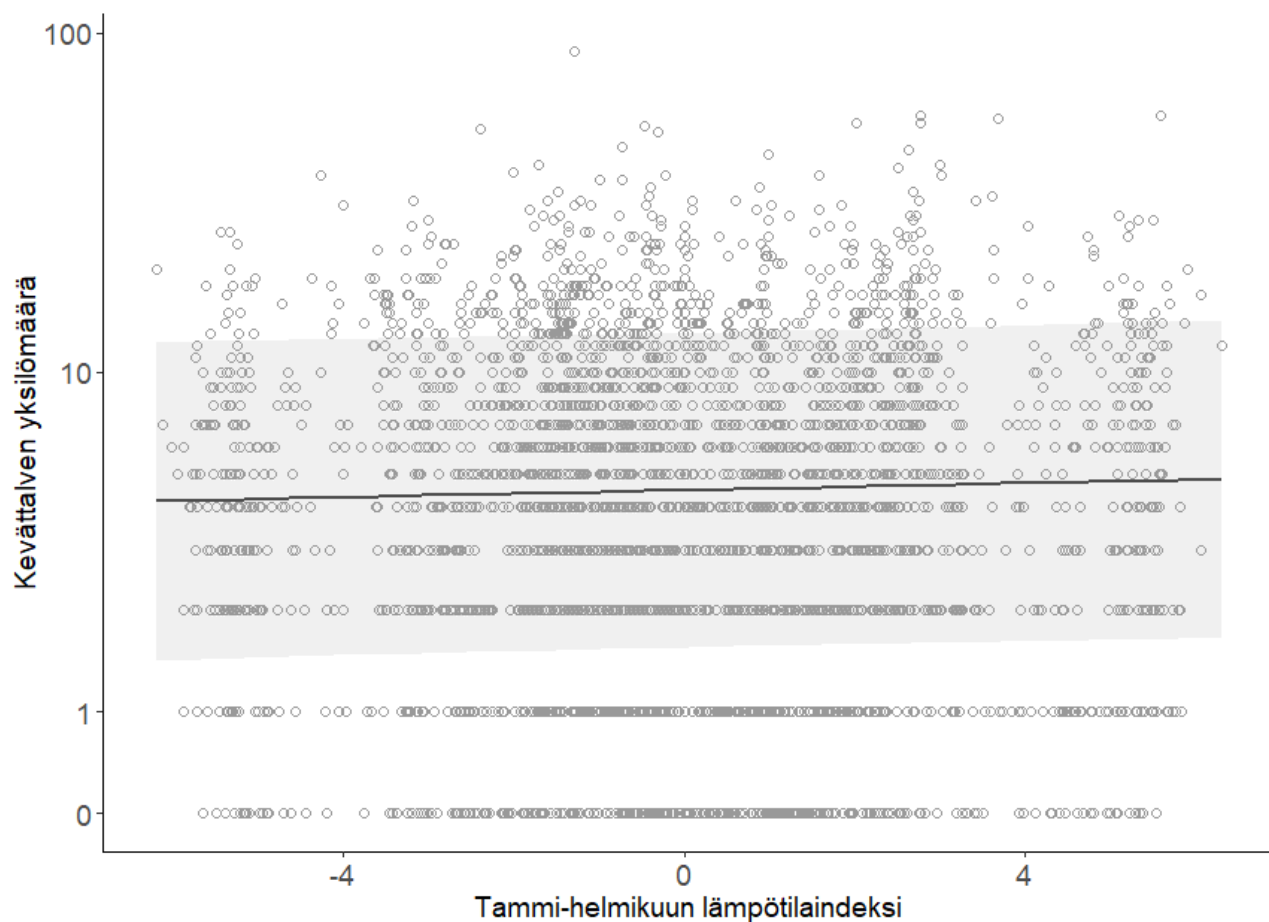


Kuva 6. Tammi-helmikuun keskilämpötilan yhteys puukiipijän talviseen hengissä säilymiseen. Kuvaajan x-akseli vastaa tammi-helmikuun keskilämpötiloista johdettua lämpötilaindeksiä, joka kuvaa talven keskilämpötilan poikkeamaa koko tutkitun ajanjakson talvien keskilämpötiloista laskentareitin alueella. Kevään laskennoissa havaittu lintujen yksilömäärä on esitetty y-akselilla. Kuvaajan suora on ennuste mallista, joka on esitelty taulukossa 5. Varjostettu alue kuvaa mallin 95 %:n luottamusväliä. Huomaa, että y-akseli on analyysijä vastaten logaritmisella asteikolla.





Kuva 7. Tammi-helmikuun keskilämpötilan yhteys töyhtötiaisen talviseen hengissä säilymiseen. Kuvaajan x-akseli vastaa tammi-helmikuun keskilämpötiloista johdettua lämpötilaindeksiä, joka kuvaa talven keskilämpötilan poikkeamaa koko tutkitun ajanjakson talvien keskilämpötiloista laskentareitin alueella. Kevään laskennoissa havaittu lintujen yksilömäärä on esitetty y-akselilla. Kuvaajan suora on ennuste mallista, joka on esitelty taulukossa 2. Varjostettu alue kuvaa mallin 95 %:n luottamusväliä. Huomaa, että y-akseli on analyysijä vastaten logaritmisella asteikolla.



Kuva 8. Tammi-helmikuun keskilämpötilan yhteys hömötiaisen talviseen hengissä säilymiseen. Kuvaajan x-akseli vastaa tammi-helmikuun keskilämpötiloista johdettua lämpötilaindeksiä, joka kuvaa talven keskilämpötilan poikkeamaa koko tutkitun ajanjakson talvien keskilämpötiloista laskentareitin alueella. Kevään laskennoissa havaittu lintujen yksilömäärä on esitetty y-akselilla. Kuvaajan suora on ennuste mallista, joka on esitelty taulukossa 3. Varjostettu alue kuvaa mallin 95 %:n luottamusväliä. Huomaa, että y-akseli on analyysijä vastaten logaritmisella asteikolla.

### 3.3. Lintujen talvesta selviytymisessä on lajikohtaista alueellista vaihtelua

Ennen mallien luomista olin keskittänyt laskentareittien lämpötilat, mikä poisti lämpötilan ja laskentareittien maantieteellisen sijainnin välisen riippuvuuden. Tämän ansiosta pystyin tarkastelemaan, oliko lintujen oletetussa talvesta selviytymisessä lajikohtaista alueellista vaihtelua. Töyhtötiäisellä (kulmakerroinestimaatti =  $-0,29$ ; SE  $\pm 0,03$ ;  $p < 0,001$ ; taulukko 2), hippiaisellä (kulmakerroinestimaatti =  $-0,25$ ; SE  $\pm 0,04$ ;  $p < 0,001$ ; taulukko 4) ja puukiipijällä (kulmakerroinestimaatti =  $-0,08$ ; SE  $\pm 0,04$ ;  $p = 0,02$ ; taulukko 5) oletettu talvesta selviytyminen oli parempaa lännessä sijaitsevien laskentareittien alueilla, mitä negatiiviset kulmakerroinestimaatit kuvastavat (mitä pienempi itäkoordinaatin lukema, sitä parempi oletettu selviytyminen). Myös hömötiäisellä oli viitteitä parantuneesta selviytymisestä länttä kohti siirryttäessä, mutta tulokset eivät olleet tilastollisesti merkitseviä (kulmakerroinestimaatti =  $-0,05$ ; SE  $\pm 0,03$ ;  $p = 0,08$ ; taulukko 5).

Tarkastellessani lintujen talvesta selviytymisen muutoksia pohjoisessa ja etelässä sijaitsevien laskentareittien välillä havaitsin, että hippiainen (kulmakerroinestimaatti =  $-0,11$ ; SE  $\pm 0,04$ ;  $p = 0,01$ , taulukko 4) ja puukiipijä (kulmakerroinestimaatti =  $-0,08$ ; SE  $\pm 0,04$ ;  $p = 0,04$ , taulukko 5) selviytyvät talvesta paremmin etelässä. Hömötiäisen (kulmakerroinestimaatti =  $0,32$ ; SE  $\pm 0,03$ ;  $p < 0,001$ , taulukko 3) ja töyhtötiäisen (kulmakerroinestimaatti =  $0,18$ ; SE  $\pm 0,04$ ;  $p < 0,001$ , taulukko 2) oletettu hengissä säilyminen puolestaan koheni pohjoiseen siirryttäessä.

Taulukko 2. Töyhtötiaisen kevättalven runsauksia kuvaavan yleistetyn lineaarisen sekamallin tulokset. Mallin vastemuuttuja on kevään laskennoissa havaittu yksilömäärä. Selittäviä muuttujia ovat mallin vakiotermi, keskitalven laskennoissa havaittu yksilömäärä, tammi-helmikuun keskilämpötila, suotuisan elinympäristön osuus laskentareitin alueesta (metsäisyys), laskentareitin sijainti pohjois- ja itäkoordinaatein ilmaistuna sekä laskentareitin pituus. Vastemuuttujan virhejakaumana on käytetty negatiivista binomijakaumaa.

Muuttuja	Estimaatti	Keskivirhe	z-arvo	p-arvo
Vakiotermi	0,79	0,06	12,54	< 0,001
Keskitalven yksilömäärä	0,16	0,02	6,82	< 0,001
Lämpötila	0,06	0,04	1,38	0,170
Metsäisyys	0,35	0,03	10,93	< 0,001
Pohjoiskoordinaatti	0,18	0,04	4,94	< 0,001
Itäkoordinaatti	-0,29	0,03	-8,84	< 0,001
Laskentareitin pituus	0,09	0,03	2,99	0,003

Taulukko 3. Hömötiaisen kevättalven runsauksia kuvaavan yleistetyn lineaarisen sekamallin tulokset. Mallin vastemuuttuja on kevään laskennoissa havaittu yksilömäärä. Selittäviä muuttujia ovat mallin vakiotermi, keskitalven laskennoissa havaittu yksilömäärä, tammi-helmikuun keskilämpötila, suotuisan elinympäristön osuus laskentareitin alueesta (metsäisyys), laskentareitin sijainti pohjois- ja itäkoordinaatein ilmaistuna sekä laskentareitin pituus. Vastemuuttujan virhejakaumana on käytetty negatiivista binomijakaumaa.

Muuttuja	Estimaatti	Keskivirhe	z-arvo	p-arvo
Vakiotermi	1,30	0,07	18,79	< 0,001
Keskitalven yksilömäärä	0,26	0,02	14,70	< 0,001
Lämpötila	0,03	0,04	0,81	0,420
Metsäisyys	0,30	0,03	11,54	< 0,001
Pohjoiskoordinaatti	0,32	0,03	11,84	< 0,001
Itäkoordinaatti	-0,05	0,03	-1,74	0,080
Laskentareitin pituus	0,11	0,03	4,44	< 0,001

Taulukko 4. Hippiäisen kevättalven runsauksia kuvaavan yleistetyn lineaarisen sekamallin tulokset. Mallin vastemuuttuja on kevään laskennoissa havaittu yksilömäärä. Selittäviä muuttujia ovat mallin vakiotermi, keskitalven laskennoissa havaittu yksilömäärä, tammi-helmikuun keskilämpötila, suotuisan elinympäristön osuus laskentareitin alueesta (metsäisyys), laskentareitin sijainti pohjois- ja itäkoordinaatein ilmaistuna sekä laskentareitin pituus. Vastemuuttujan virhejakaumana on käytetty negatiivista binomijakaumaa.

Muuttuja	Estimaatti	Keskivirhe	z-arvo	p-arvo
Vakiotermi	0,47	0,13	3,77	< 0,001
Keskitalven yksilömäärä	0,30	0,03	10,1	< 0,001
Lämpötila	0,48	0,07	6,42	< 0,001
Metsäisyys	0,15	0,05	3,00	0,003
Pohjoiskoordinaatti	-0,11	0,04	-2,55	0,010
Itäkoordinaatti	-0,25	0,04	-6,16	< 0,001
Laskentareitin pituus	0,09	0,04	2,43	0,020

Taulukko 5. Puukiipijän kevättalven runsauksia kuvaavan yleistetyn lineaarisen sekamallin tulokset. Mallin vastemuuttuja on kevään laskennoissa havaittu yksilömäärä. Selittäviä muuttujia ovat mallin vakiotermi, keskitalven laskennoissa havaittu yksilömäärä, tammi-helmikuun keskilämpötila, suotuisan elinympäristön osuus laskentareitin alueesta (metsäisyys), laskentareitin sijainti pohjois- ja itäkoordinaatein ilmaistuna sekä laskentareitin pituus. Vastemuuttujan virhejakaumana on käytetty negatiivista binomijakaumaa.

Muuttuja	Estimaatti	Keskivirhe	z-arvo	p-arvo
Vakiotermi	0,12	0,07	1,64	0,100
Keskitalven yksilömäärä	0,01	0,03	0,26	0,800
Lämpötila	0,23	0,05	5,19	< 0,001
Metsäisyys	0,14	0,03	4,23	< 0,001
Pohjoiskoordinaatti	-0,08	0,04	-2,11	0,040
Itäkoordinaatti	-0,08	0,04	-2,31	0,020
Laskentareitin pituus	0,11	0,03	3,13	0,002

#### **4. Tulosten tarkastelu**

Tulosteni perusteella laadukas elinympäristö parantaa lintujen mahdollisuuksia selvitä talvesta. Lisäksi tulokseni osoittavat, että ilmastonmuutoksen myötä lämpenevien talvien vaikutukset eivät ole kaikille lintulajeille samanlaiset: vain osa lintulajeista saattaa hyötyä ilmaston lämpenemisestä. Pyrin seuraavassa kytkemään havaintoni laajemmin sekä elinympäristöjen häviämisen että ilmastonmuutoksen aiheuttamiin muutoksiin elinympäristöissä. Pohdin myös lintuyhteisöjen tulevaisuutta muutosten keskellä. Ympäristöministeriön ja Suomen ympäristökeskuksen Punaisen kirjan mukaan yli kolmannes Suomen linnuista on uhanalaisia (A. Lehikoinen ym. 2019a). Yksi merkittävimmistä lintujen vähenemisen syistä on elinympäristöjen häviäminen. Monet uhanalaisista lintulajeista ovat metsätaloudesta kärsiviä metsälajeja (Fraixedas ym. 2015b). Muutokset ovat jo aiheuttaneet huomattavaa vahinkoa Suomen lintuyhteisöille, eikä suuntausta saada muuttumaan ilman nopeita ja tehokkaita toimia.

##### **4.1. Metsäinen elinympäristö tarjoaa ravintoa ja suojaa talven aikana**

Tutkimukseni tulokset olivat hyvin linjassa aiemman tutkimustiedon kanssa siitä, että soveliaan elinympäristön määrä parantaa lintujen selviytymistä erilaisista muutoksista ympäristössä (Jetz ym. 2007, Cīrule ym. 2017). Havaitsin, että kaikki tutkimani lintulajit selviytyivät talvesta, ankarasta ympäristön stressitekijästä, paremmin laadukkaissa elinympäristöissä. Laadukkaassa elinympäristössä tutkimuslajien yksilöille on tarjolla runsaasti tärkeitä resursseja, jolloin yksilöiden kelpoisuus on korkea ja ne selviytyvät paremmin (Cīrule ym. 2017). Tutkimuksessani elinympäristön laadukkuudella tarkoitettiin elinalueen metsän määrää, sillä tutkimani lajit ovat tyypillisiä metsälintuja (Valkama ym. 2011). Metsälinnuille tärkeitä resursseja talvesta selviytymiselle ovat erityisesti ravinto ja metsän tarjoama suoja (Cīrule ym. 2017, Pakanen ym. 2018a).

Suurikokoisista puista koostuvan metsän määrän myönteinen vaikutus lintujen talvesta selviytymiseen selittyy todennäköisesti juuri lintujen talven aikaisella ravinnolla sekä ravinnonhankintatavoilla. Pirstoutuneissa elinympäristöissä havaittava lintujen kantojen taantuminen on usein yhteydessä ravinnon vähäisyyteen (Zanette ym. 2000). Ravinnonpuute aiheuttaa linnuille jatkuvaa stressiä (Suorsa ym. 2003), mikä saattaa nostaa kuolleisuutta erityisesti

talvella, jolloin energiantarve kasvaa ja ravintoa on niukasti tarjolla (Krams ym. 2010, 2013, Cīrule ym. 2017).

Kaikki tutkimani lajit, puukiipijä, töyhtö- ja hömötiainen sekä hippiäinen, voivat pesimäkauden ulkopuolella esiintyä talvehtivien pikkulintujen muodostamissa sekaparvissa (Gibb 1954, 1960, Alatalo 1982, Alatalo ym. 1986). Lajien talven aikainen ravinto koostuu pääasiassa hämähäkeistä ja muista niveljalkaisista sekä jossakin määrin myös siemenistä. Monien lajien ruokavaliot ovat päällekkäiset. Lisäksi jokaisella lintulajilla on oma mieltymyksensä sekä puulajille, jonka oksistosta ravintoa hankitaan, että puun osalle, jossa ravinnon hankinta tapahtuu (Alatalo 1982). Lähtökohtaisesti linnut pyrkivät hankkimaan ravintonsa oksien uloimmissa osissa, missä niveljalkaisia on noin kolme kertaa enemmän kuin oksien sisemmissä osissa (Suhonen ym. 1992).

Pikkulintujen sekaparvissa vaikuttaa sekä lajienvälisiä että lajiensisäisiä dominanssihierarkioita, minkä takia kaikki yksilöt eivät voi hankkia ravintoa parhailla oksiston osilla (Hogstad 1978, Alatalo ym. 1986, Suhonen ym. 1992). Lisäksi lintujen on myös välteltävä petoja. Vaikka ravintoa siis olisi tarjolla enemmän oksien uloimmilla osilla, on myös saaliiksi joutumisen riski suurempi avoimemmilla paikoilla (Suhonen ym. 1993). Kaikkien tutkimieni lajien vaikuttaessa samassa parvessa on töyhtötiainen dominanssihierarkian huipulla (Hogstad 1978, Suhonen ym. 1993). Se hankkii ravintonsa oksien keskivaiheilta, missä ravintoa on tarjolla runsaasti ja saaliiksi joutumisen riski alhainen. Hömötiainen siirtyy töyhtötiaisen läsnä ollessa joustavasti oksien sisemmille alueille (Suhonen ym. 1993), kohti puiden latvoja (Hogstad 1978) tai vaihtoehtoisesti puiden alaosiin (Krams 1996).

Hippiäinen on pienikokoisena lintuna lajeista alistuvim, jolloin se joutuu muiden lajien seurassa ruokailemaan suojattomilla oksien latvaosilla. Onkin havaittu, että hippäiset jäävät talven aikana töyhtö- ja hömötiaisista useammin esimerkiksi varpuspöllöjen (*Glaucidium passerinum*) saaliiksi (Suhonen ym. 1993). Puukiipijä poikkeaa ravinnonhankintatavoiltaan muista tutkimistani lajeista. Se hankkii ravintonsa puiden rungoilta, kaarnan raoista. Puukiipijän ravinto koostuu erityisesti hämähäkeistä (jopa 65 % talven aikaisesta ravinnosta) sekä muista niveljalkaisista (Suhonen & Kuitunen 1991). Ravinnonhankintatapansa ansiosta se ei joudu kilpailemaan oksistoissa ruokailevien lintujen kanssa.

Erityisesti hömötiaisella elinympäristön laadun vaikutus talvesta selviytymiseen saattaa osittain selittyä myös lajiensisäisillä dominanssihierarkioilla ja hömötiaisparvien paikkauskollisuudella.

Talvehtivat hömötiaisparvet koostuvat yleensä 5–6 yksilöstä ja parven ytimen muodostaa vanha koiras-naaras -pari (Hogstad 1987, Cīrule ym. 2017). Parvi voi olla joko osa eri lajeista koostuvaa sekaparvea tai elää itsenäisenä yksikkönään alueella, jossa muita lajeja ei esiinny (Hogstad 1987). Keskeistä parven dynamiikalle kuitenkin on, että sen talven aikainen yksilökoostumus on hyvin vakaa ja elinalue tarkkaan rajattu (Hogstad 1987, Cīrule ym. 2017). Hömötiaisen tiedetään taantuneen voimakkaasti vanhempien metsien häviämisen takia (A. Lehikoinen 2019a). Yksi selitys metsien häviämisen aiheuttamaan taantumiseen saattaa olla hömötiaisparvien paikkauskollisuus: vaikka parven elinympäristön laatu heikkenisi, ei parvi todennäköisesti hakeudu uudelle alueelle, mikä saattaa johtaa ravinnon puutteesta johtuvaan kuolleisuuden kasvuun.

Töyhtötaiset muodostavat syksyn aikana hömötiaisten tapaan yksilökoostumukseltaan hyvin vakaita parvia, eivätkä lajit pääsääntöisesti salli uusien jäsenten liittymistä parviinsa tai uusien parvien muodostumista reviireilleen (Ekman ym. 1981, Ekman 1989). Jos parvien reviirien läheisyydestä vapautuu elinalueita, siirtyvät ensisijaisesti parvien subdominantit yksilöt uusille reviireille (Ekman 1989), sillä vanhan parven subdominanttina selviytyminen on usein heikompaa kuin uuden parven dominanttina (Ekman & Askenmo 1984). Uusille alueille siirtymisessä on kuitenkin riskinsä, sillä uuden reviirin laatu voi olla vanhaa heikompaa. Erityisesti parvien subdominantit ovat vaikeassa valintatilanteessa: vanhassa parvessa pysyminen takaa pääsyn laadukkaaseen elinympäristöön, mutta toisaalta uuden alueen dominanttina yksilönä selviytyminen voi olla parempaa (Ekman ym. 1981). Tämän asetelman haasteet voivat korostua voimakkaasti pirstoutuneissa ympäristöissä, joissa pienet laikut ruuhkautuvat, kun uusille alueille ei ole mahdollista siirtyä. Tämä voi mahdollisesti lisätä erityisesti subdominanttien yksilöiden talvikuolleisuutta töyhtö- ja hömötiaisilla, kun pienet elinympäristölaikut eivät tarjoa ravintoa koko parven tarpeisiin.

Oli ravintoa hankkivien sekaparvien laji- ja yksilökoostumus sekä dominanssijärjestystä mikä tahansa, on loogista, että kaikkien lajien talvesta selviytyminen on parempaa metsäisillä elinalueilla. Talven aikana linnut ovat niin sanotussa ”vähemmästä enemmän, nopeammin” -noidankehässä (Krams 2000, Koivula ym. 2002, Krams ym. 2010). Niiden on kyettävä hankkimaan ravintonsa kesään verrattuna niukoista varannoista, ja samalla niiden energiantarve kasvaa ilman kylmentyessä. Kaiken lisäksi päivän valoisa aika on lyhyt, jolloin ravinnon hankkimiseen käytettävää aikaa on rajallisesti. Talvehtivat pikkulinnut joutuvatkin viettämään suuren osan talvipäivien valoisasta ajasta ravintoa hankkien (Cooper 2000). Näiden voimakkaiden rajoitteiden vallitessa talvesta selviytyminen on vaikeaa, jos elinympäristössä ei ole ravinnon hankkimiseen



soveltuvia suurikokoisia puita ja metsäisiä alueita. Tutkimukseni tulokset ja aiemmat tutkimukset tukevat tätä ajatusta vahvasti.

#### **4.2. Talvien lämpenemisen vaikutukset vaihtelevat eri lintulajien välillä**

Havaitsin, että tutkimistani lajeista kaksi, puukiipijä ja hippiaäinen, hyötyivät lämpimämmistä talvista, kun taas töyhtö- ja hömötiaisen talvesta selviytyminen ei juurikaan ollut yhteydessä talven lämpötiloihin. Havaitsin myös, että lajit, jotka hyötyivät korkeammista talvilämpötiloista, selviytyivät talvista paremmin eteläisessä Suomessa sijaitsevien laskentareittien alueilla. Vastaavasti lajit, joiden talvesta selviytyminen ei parantunut talvilämpötilan noustessa, selviytyivät paremmin pohjoisessa sijaitsevien laskentareittien alueilla. Puukiipijän ja hippiaäisen lämpimistä talvista hyötyminen saattaa osittain selittyä niiden levinneisyyksillä: Suomessa molempien lajien esiintyminen painottuu maan eteläiselle puoliskolle (Valkama ym. 2011). Lajit ovat siis lähtökohtaisesti sopeutuneet leudompaan ilmastoon kuin esimerkiksi monet Lapissa yleisesti tavattavat lajit. Tämä havainto saattaa toki kertoa osittain vain siitä, että lajit ovat runsaampia etelässä. Tulosteni perusteella voidaan kuitenkin perustellusti esittää, että puukiipijä ja hippiaäinen saattavat olla ainakin aluksi ilmaston lämpenemisestä hyötyviä lajeja. Niiden levinneisyyksien voidaan mahdollisesti odottaa siirtyvän kohti pohjoista talvien lämmitessä.

Toisin kuin puukiipijän ja hippiaäisen, töyhtö- ja hömötiaisen hengissä säilyminen ei parantunut leutoina talvina. Erityisesti hömötiaisen kohdalla ilmiö saattaa myös selittyä lajin levinneisyyden kautta. Suomessa hömötiaainen pesii koko maassa, joskin pohjoisimman Lapin levinneisyysalue ei ole täysin yhtenäinen (Valkama ym. 2011). Hömötiaainen on siis sopeutunut selviytymään kylmemmissä oloissa kuin esimerkiksi monet muut tiaiset. Lämpötilan laskiessa lintujen ravinnon hankinnan nopeus laskee, lämmittelykäyttäytymiseen käytetty aika lisääntyy ja tarkkaavaisuus alenee (Pakanen ym. 2018a). Talvella selviytyvät parhaiten ne lajit, jotka osaavat optimoida ravinnon hankinnan, lämmittelyn ja tarkkaavaisuuden väliset kompromissitilanteet. Hömötiaisen on havaittu onnistuvan optimoinnissa paremmin kuin esimerkiksi sini- ja talitiaisen: hömötiaisen ravinnonhankinnan tahti ja tarkkaavaisuus säilyvät korkeampina alhaisissakin lämpötiloissa, eikä sen tarkkaavaisuus laske yhtä voimakkaasti kuin eteläisemmillä tiaislajeilla (Pakanen ym. 2018a). Sen sijaan sopivien metsäalueiden katoamisesta aiheutuvan ravinnon puutteen edessä hömötiaainen kärsii. Esimerkiksi sini- ja talitiaainen ovat löytäneet asetelmaan ratkaisun vierailemalla

asutusalueiden talviruokinnolla huomattavasti aktiivisemmin kuin hömötiainen (Orell 1989, Nilsson ym. 2006, Valkama ym. 2011).

Töyhtötiaisen talvesta selviytymisen ja talvilämpötilojen välisen yhteyden puutetta ei pystytä yhtä johdonmukaisesti selittämään lajin levinneisyydellä kuin hömötiaisen tapauksessa. Havainto oli töyhtötiaisen levinneisyyden huomioiden pikemminkin yllättävä, sillä lajia tavataan Oulun läänin pohjoisosien jälkeen vain paikoittaisesti (Valkama ym. 2011). Eteläisenä lajina töyhtötiaisen olisi voinut olettaa hyötyvän lämpimämmistä talvista. Näin ei kuitenkaan ollut. Lisäksi havaitsin töyhtötiaisen selviytyvyyden ja karttakoordinaattien välillä yhteyden, jonka mukaan lajin talvesta selviytyminen parani pohjoista kohti siirryttäessä. Asetelma oli siis pääkohdiltaan sama kuin hömötiaisella, joka ei myöskään hyötynyt lämpimämmistä talvista ja selviytyi paremmin pohjoisessa.

Töyhtötiaisenkin tapauksessa karttakoordinaattien ja selviytyvyyden välinen positiivinen yhteys saattaa kertoa osittain vain siitä, että laji on suhteellisesti runsaampi levinneisyysalueensa pohjoisemmissa osissa. Lajin suosimia laajoja havumetsäalueita ei kuitenkaan aivan eteläisimmässä Suomessa liaksi ole. Toinen mahdollinen selitys sille, miksi töyhtötiainen ei hyödy lämpimämmistä talvista, saattaa liittyä sen käyttäytymiseen. Töyhtötiainen on muihin sekaparvissa ravintoa hankkiviin pikkulintuihin verrattuna voimakas kilpailija, joka pakottaa erityisesti itseään pienikokoisemmat lajit ruokailemaan oksistojen ravinnollisesti heikommilla vyöhykkeillä (Hogstad 1978, Suhonen ym. 1992, Suhonen ym. 1993). Vaikka talvi siis olisi kylmempikin, saattavat töyhtötiaiset aggressiivisuutensa ansiosta selviytyä normaaliin tapaan, kunhan niiden talvehtimisympäristössä on tarjolla ravinnon hankkimiseen soveltuvia suurikokoisia havupuita.

On mahdollista, että töyhtö- ja hömötiainen ovat ilmastonmuutoksessa häviäjiä. Ne eivät hyödy talvien lämpenemisestä samalla tavalla kuin esimerkiksi puukiipijä ja hippiäinen, eikä niiden siten voida olettaa runsastuvan talvesta selviytymisen paranemisen kautta. Sen sijaan ne kärsivät todennäköisesti tulevaisuudessakin metsien häviämisestä. Ympäristöministeriön ja Suomen ympäristökeskuksen Punaisen kirjan (Hyvärinen ym. 2019) mukaan hömötiainen on luokiteltu erittäin uhanalaiseksi ja töyhtötiainen vaarantuneeksi niiden vähenevien pesimäkantojen takia (A. Lehtikoinen ym. 2019a). Molempien lajien uhanalaisuuden syiksi luetellaan juuri vanhojen metsien häviäminen sekä lahopuun väheneminen. Erityisen huolestuttavaa näiden lajien vähenemisestä tekee se, että vielä muutama vuosikymmen sitten lajit olivat metsiemme yleisimpiä lintuja (A. Lehtikoinen ym. 2019a). Töyhtötiaisen kanta on pysynyt hömötiaista jokseenkin vakaampana, mutta

lajin kannan jaksottaiset vaihtelut ovat olleet huomattavan voimakkaita ja molemmat lajit ovat taantuneet huolestuttavasti viimeisen 15 vuoden aikana (Väisänen ym. 2017). Pyrkimykset lisätä hakkuiden määrää ennustavat synkkää tulevaisuutta niin töyhtö- kuin hömötiäisellekin (A. Lehikoinen ym. 2019a).

#### 4.3. Mahdolliset virhelähteet

Tutkimuksestani voidaan erottaa useita mahdollisia virhelähteitä, joilla on saattanut olla vaikutusta saamiini tuloksiin ja niistä tekemiini johtopäätöksiin. Mahdollisista virhelähteistä monet liittyvät talvilintulaskentoihin aineistonkeruumenetelmänä. Talvilintulaskennat eivät ole täysin standardoituja, vaan laskijalla on runsaasti päätäntävaltaa siihen, millainen yksittäinen laskentareitti on (Hildén ym. 1988). Tämän vuoksi muun muassa reittien pituudet sekä reittien kulku maastossa vaihtelevat suuresti. Laskijoiden lukumäärä saattaa vaihdella eri laskentakertojen välillä, ja toisinaan reitin vastuuhenkilö vaihtuu kokonaan. Myös laskijoiden tieto- ja taitotasoissa sekä kokemuksessa voi olla eroja. Tällä kaikella voi olla vaikutusta siihen, kuinka tehokkaasti reitin alueen linnut onnistutaan laskennan aikana havaitsemaan. Näiden ominaisuuksien kautta talvilintulaskennat ovat tyypillinen esimerkki niin sanotusta kansalaistieteestä (*citizen science*), jossa pitkälti vapaaehtoisten harrastajien voimin voidaan kerätä nopeasti laajoja aineistoja kustannustehokkaasti (Bhattacharjee 2005, Bonney ym. 2009, Silvertown 2009). Kansalaistieteellä on omat vahvuutensa ja heikkoutensa, mutta esimerkiksi lintulaskentojen kaltaisissa laajoissa seurannoissa lähestymistapa on todettu toimivaksi, sillä suurissa aineistoissa havainnointivirheiden vaikutus pienenee (Bhattacharjee 2005, Bas ym. 2008).

Selvitin lintujen hengissä säilymistä talvesta vertaamalla keskitalven laskennoissa havaittujen lintujen lukumääriä kevään laskentojen lukumääriin. Keskityin erityisesti kevään laskennoissa havaittuihin lintuihin. Tämä lähestymistapa ei tarjoa absoluuttista tietoa lintujen selviytymisestä, sillä monet muuttajat voivat vaikuttaa laskentojen tuloksiin keskitalven ja kevään laskentojen välillä. Esimerkiksi yksittäisen laskentapäivän huono sää saattaa vaikuttaa runsaasti laskennan tuloksiin. Kevään laskentojen aikaan myös päivän valoisa aika on pidempi kuin keskitalvella, jolloin reitin laskemiseen voidaan käyttää enemmän aikaa. Tällöin lintuja mahdollisesti havaitaan enemmän. Lisäksi lintujen havaittavuus muuttuu laskentojen välillä, kun esimerkiksi laulaminen yleistyy kevään edetessä (Dawson ym. 2001, Ball ym. 2002). Kaikkien näiden tekijöiden voidaan olettaa vaikuttavan laskentojen tuloksiin siten, että lintuja havaittaisiin enemmän kevään kuin

keskitalven laskennoissa. Silti aineistoni mukaan kaikkia tutkimiani lajeja havaittiin enemmän keskitalvella. Tämä tukee ajatusta siitä, että kevään laskentojen yksilömäärien tarkasteleminen antaa hyvän kuvan lintujen suhteellisesta hengissä säilymisestä. Lisäksi on todettu, että yksilöiden runsauksia tarkastelevien laskenta-aineistojen käyttäminen ekologisten ilmiöiden selittämiseen on luotettavaa, vaikka monet muuttajat voivatkin vaikuttaa yksilöiden havaittavuuteen laskentojen aikana (Bas ym. 2008). Muun muassa sää ja vuorokaudenaika vaikeuttavat esimerkiksi lintujen havaitsemista, mutta jos nämä ulkoiset tekijät ovat irrallisia tutkittavasta ekologisesta ilmiöstä, ne eivät aiheuta aineiston tilastollisen voiman heikkenemistä (Bas ym. 2008).

Toinen tutkimukseni muuttujiin liittyvä mahdollinen virhelähde liittyy päätökseeni käyttää tammi-helmikuun keskilämpötilaa talven ankaruuden havainnollistamiseen. On havaittu, että linnut voivat kärsiä korkeasta talvikuoilleisuudesta lyhyidenkin kylmien jaksojen aikana, jos lämpötilan muutos tapahtuu yllättäen (Krams ym. 2010, Krams ym. 2013). Nopeiden ja voimakkaiden lämpötilamuutosten huomiointi olisi saattanut tarjota mielenkiintoisia tuloksia, mutta käytännön syistä päätin käyttää vain talven kylmimmän jakson keskiarvoa. Saamani tulokset tarjosivat jo tällaisenaan selkeitä suuntauksia lämpötilan ja selviytyvyyden yhteydelle. Nopeat ja voimakkaat lämpötilamuutokset olisivat kuitenkin mielenkiintoinen muuttuja tulevia tutkimuksia varten.

Tapani soveltaa käytössäni ollutta maankäyttöaineistoa on saattanut myös vaikuttaa tuloksiini. Määritin suotuisan elinympäristön jokaiselle tutkimalleni lajille niiden ekologian huomioiden (Valkama ym. 2011). Lisäksi huomioin vain laskentareitin alueella sijainneen suotuisan elinympäristön pinta-alan. En esimerkiksi ottanut huomioon suotuisan elinympäristön pirstoutuneisuutta. Jo pelkkää suotuisan elinympäristön pinta-alaa muuttujana käyttäen havaitsin yhteyden talvesta selviytymisen ja elinympäristön laadukkuuden välillä. Elinympäristön pirstoutuminen olisi silti lämpötilamuutosten ohella kiehtova muuttuja, jonka käyttämistä tulevissa tutkimuksissa olisi hyvä harkita. Menettely vaatisi kuitenkin melko edistynyttä paikkatieto-ohjelmistojen käyttöä: pirstoutumisen astetta voitaisiin tarkkailla esimerkiksi suhteuttamalla laadukkaiden elinympäristölaikkujen pinta-alat niiden piirien pituuksiin.

#### 4.4. Yhteenveto ja johtopäätökset

Elinympäristöjen häviäminen ja huonontuminen kattavat ilmiöinä laajan kirjon ihmisen toiminnasta aiheutuvia muutoksia luonnontilaisissa ja lähes luonnontilaisissa ekosysteemeissä (Pereira ym. 2010). Vaikka syitä elinympäristöjen häviämiselle ja huonontumiselle on monia, on niiden kaikkien seuraus selkeä: elinympäristöjen tuhoutuminen vähentää luonnon monimuotoisuutta (Fahrig 2003, Hanski 2011). Monimuotoisuuden huetessa kärsii myös lintuyhteisöjen monimuotoisuus. Esimerkiksi varpuslintujen lisääntymismenestyksen on havaittu alentuvan metsäisten elinympäristöjen huetessa (Zanette ym. 2000).

Mitä tarkempi lintulaji elinympäristönsä suhteen on, sitä pienemmät muutokset elinympäristössä voivat aiheuttaa lajin kantojen taantumista. Yleisesti ottaen elinympäristöspesialistit kärsivät generalisteja enemmän elinympäristöjen häviämisestä (McKinney & Lockwood 1999, Rooney ym. 2004). Monilla lajeilla elinympäristön häviämisessä ja pirstoutumisessa voidaan havaita kynnsarvo, jonka jälkeen taantuminen alkaa (Lande 1988, Andrén 1994, Tilman ym. 1994). Monesti tämä kynnsarvo ylitetään salakavalasti, minkä jälkeen tilanteeseen puuttuminen on vaikeaa tai mahdotonta.

Elinympäristön määrän ja lajin kannan voimakkuuden yhteys on usein kytköksissä alueen tarjoaman ravinnon määrään (Zanette ym. 2000). Ravinnon puute aiheuttaa yksilöille jatkuvaa fysiologista stressiä (Suorsa ym. 2003), mikä johtaa edelleen muun muassa alentuneeseen vastustuskykyyn ja heikentyneeseen lisääntymismenestykseen (Zanette ym. 2000, Ilmonen ym. 2003). Generalistilajit kykenevät hyödyntämään monipuolisesti erilaisia ravintolähteitä, minkä ansiosta ne pystyvät menestymään myös voimakkaasti muuttuvissa ympäristöissä. Hyvin pirstaleisessa ja häirityssä elinympäristössä esimerkiksi lintuyhteisöt saattavat koostua lähes yksinomaan generalistilajeista (Devictor ym. 2008), ja yhteisöt ovat valitettavan yksipuolisia.

Elinympäristöjen hävitessä ja huonontuessa myös ilmastomme lämpenee (IPCC 2018) ja lajit pyrkivät parhaansa mukaan sopeutumaan käsillä olevaan muutokseen. Osa lajeista levittäytyy uusille elinalueille, yleisesti joko kohti napoja tai korkeammalle vuorten rinteitä pitkin (Chen ym. 2011). Toiset lajit saattavat pystyä sopeutumaan tuleviin muutoksiin esimerkiksi fenotyyppisen plastisuuden ansiosta (Charmantier ym. 2008). Muutamien lajien kohtalona on jo nyt ollut sukupuuttoon kuoleminen (Pounds ym. 2006) ja valitettavan todennäköistä on, että kokonaan katoavien lajien määrä kasvaa tulevaisuudessa (Pereira ym. 2010).

Linnuilla ilmastonmuutoksen tiedetään aiheuttavan muutoksia runsauksiin (Sæther ym. 2000, Virkkala & Lehikoinen 2014, Pearce-Higgins ym. 2015), levinneisyyksiin (Thomas & Lennon 1999, Lehikoinen & Virkkala 2016) ja fenologiaan (Crick ym. 1997, A. Lehikoinen ym. 2019b). Suomessa monien lintulajien runsauden painopiste on siirtynyt kohti pohjoista viime vuosikymmenten aikana (Virkkala & Lehikoinen 2014). Myös levinneisyydet ovat siirtyneet kohti pohjoista (Lehikoinen & Virkkala 2016). Muutokset lintujen käyttäytymisessä näkyvät erityisesti muninnan (Crick 1997, Both ym. 2004) ja kevätmuuton (A. Lehikoinen ym. 2019b) aikaistumisessa.

On vaikea sanoa, saavuttavatko jotkin lintulajit elinympäristöjen tuhoutumisen ja ilmaston lämpenemisen keskellä pitkäaikaisia etuja. Hetkellisiä hyötyjä varmasti on, mutta silti suurin osa lajeista kärsii (McKinney & Lockwood 1999). Tässä tutkielmassa esittämäni havainnot tukevat yleistä ajatusta, jonka mukaan ympäristön muutokset eivät vaikuta kaikkiin lajeihin samansuuntaisesti. Esimerkiksi kaikki neljä tutkimaani lintulajia kärsivät melko johdonmukaisesti elinympäristöjen hävitessä, mutta niiden vasteissa ilmaston lämpenemiseen on jo todennäköisesti selviä eroja.

Yleisemmällä tasolla lintumaailmassa muutoksista hyötyvät tulevaisuudessa todennäköisesti elinympäristögeneralistit (Devictor ym. 2008, Pierce-Higgins ym. 2015), lyhyen matkan muuttajat ja paikkalinnut (Pierce-Higgins ym. 2015). Suomessa hyötyjiin uskotaan kuuluvan erityisesti eteläisiä lajeja (Virkkala & Lehikoinen 2014). Tutkimukseni tukee tätä ajatusta, sillä havaintojeni mukaan hippiaisen ja puukiiپیج, kahden eteläisessä Suomessa runsaan lajin, voidaan odottaa levittäytyvän kohti pohjoista. Lintumaailman häviäjiin kuuluu puolestaan todennäköisesti pitkän matkan muuttajia (Pierce-Higgins ym. 2015), elinympäristöspesialisteja (Devictor ym. 2008, Pierce-Higgins ym. 2015) sekä kylmään sopeutuneita lajeja (Pierce-Higgins ym. 2015).

Elinympäristöjen tuhoutumisen ehkäiseminen vaatii poliittista tahtoa, eri toimijoiden välistä yhteistyötä sekä tietoa ja taitoa reagoida (Pereira ym. 2010, Hanski 2011, Haddad ym. 2015). Suomessa uhanalaisimpiin elinympäristötyyppeihin lukeutuvat muun muassa metsät ja perinnebiotoopit (Kontula ym. 2018). Uhanalaisista elinympäristöistä riippuvaisten lajien suojelemiseksi voidaan esimerkiksi pyrkiä muodostamaan suojeltujen alueiden verkostoja, jolloin lajien leviäminen elinalueelta toiselle mahdollistuu (Thomas ym. 2012, P. Lehikoinen ym. 2019). Suojeltujen alueiden perustamisessa voitaisiin puolestaan soveltaa esimerkiksi Ilkka Hanskin

ehdottamaa ”kolmanneksen kolmannes” -ajattelua, jossa kaikkien elinympäristöjen kolmanneksesta muodostettaisiin monikäyttöisiä suojeltuja alueita, joista edelleen kolmannes olisi kokonaan suojeltuja (Hanski 2011). Jos näin muodostettujen suojeltujen alueiden määrä lisättäisiin jo olemassa olevien suojelualueiden kokonaismäärään, voitaisiin saavuttaa tilanne, jossa luonnon monimuotoisuutta pystyttäisiin nykyisen tiedon mukaan vaalimaan tehokkaasti.

Siinä missä elinympäristöjen häviäminen tapahtuu aina jokseenkin paikallisesti, on ilmastonmuutos laajuudeltaan globaali ongelma. Silti sen ehkäisyssä pätevät samat ulottuvuudet kuin elinympäristöjenkin suojelussa – mittakaavat vain ovat maailmanlaajuisia ja yhteistyön on oltava kansainvälistä (Scheffers ym. 2016, IPCC 2018). Koko planeetan kattavan toiminnan käytäntö tapahtuu kuitenkin paikallisella tasolla ja vastuu on kaikille yhteinen. Ilmastonmuutoksen seurausten ennustaminen on vaikeaa, mikä korostaa jatkuvasti lisääntyvää tutkimustiedon tarvetta (Pereira ym. 2010). Jos ongelmaan halutaan puuttua, on korkea aika huomioida tieteen tarjoamien tulosten merkitys päätöksenteossa. Jo pitkään tutkijoiden viesti on ollut selvä: tällä hetkellä tehdään liian vähän, liian hitaasti (IPCC 2018). Valitettava totuus lienee, että tulevien vuosikymmenten aikana joudumme ilmastonmuutoksen takia hyvästelemään lopullisesti useita maapallon kanssamme jakavia lajeja (Pounds ym. 2006, Pereira ym. 2010, Bellard ym. 2012). Aika kertoo, mikä on Suomen metsissä talvehtivien pienten varpuslintujen kohtalo.

Tutkielmani ja aiemman tiedon perusteella vaikuttaa siltä, että tutkimistani lajeista erityisesti töyhtö- ja hömötiaisen tilanne on tukala. Ne ovat jo pitkään kärsineet tehometsätalouden aiheuttamasta metsäalueiden pirstoutumisesta ja molempien lajien kannat ovat viimeisen 15 vuoden aikana laskeneet huolestuttavan voimakkaasti (Väisänen ym. 2017, A. Lehtikoinen ym. 2019a). Jos sama suuntaus jatkuu, on mahdollista, että töyhtö- ja hömötiaista kohtaa Suomessa ennen pitkää alueellinen sukupuutto. Lajit eivät metsien hävitessä myöskään todennäköisesti hyödy talvien lämpenemisen aiheuttamasta parantuneesta selviytymisestä. Puukiipijällä ja hippiäisellä tilanne on mahdollisesti toinen, sillä ne vaikuttavat hyötyvän lämpimämmistä talvista. Parantuneen talvesta selviytymisen takia niiden runsaudet ja levinneisyydet saattavat muuttua erityisesti lajien levinneisyyksien pohjoisreunalla. Silti on tärkeää muistaa, että puukiipijä ja hippiäinen ovat metsäisiä lajeja, jolloin ne kärsivät muiden metsälajien tapaan metsien häviämisestä. On mahdollista, että näitäkin lajeja odottaa voimakas taantuminen, jos metsien pirstoutumisen voimakkuus ylittää niille kohtalokkaat kynnyksarvot.

## 5. Kiitokset

Haluan kiittää ohjaajaani Aleksi Lehikoista erinomaisen laadukkaasta opastuksesta, loputtomasta kärsivällisyydestä ja aina ystävällisen avuliaasta asenteesta. Kiitos myös Petteri Lehikoiselle ja Kalle Mellerille avusta tilasto-ongelmien selättämisessä sekä Sirke Piiraiselle laskentareittien maankäyttöaineiston luomisesta. Vuosikurssitoverilleni Melina Markkaselle kiitos hienosta kansikuvasta. Lisäksi haluan kiittää aina avuliasta Hannu Pietiäistä loistavista kommenteista ja korjausehdotuksista kirjoitusprosessin aikana sekä ystävääni Anna-Maija Auteretta työni oikolukemisesta. Valtavan suuri kiitos kuuluu vielä Annille, joka jaksoi uskoa työni valmistumiseen myös aikoina, joina en itse siihen jaksanut uskoa.

Lopuksi haluan kiittää kaikkia niitä tuhansia lintuharrastajia, jotka ovat vapaaehtoisesti paleluttaneet sormiaan kerätessään tässäkin tutkielmassa hyödynnettyä arvokasta talvilintulaskenta-aineistoa. Toivon, että tämän tutkielman kaltaiset tuotokset osaltaan motivoivat jatkamaan laskentojen suorittamista.

## 6. Kirjallisuus

- Alatalo, R. V. 1982: Multidimensional foraging niche organization of foliage-gleaning birds in northern Finland. — *Ornis Scandinavica*. 13:56–71.
- Alatalo, R. V., Gustafsson, L. & Lundberg, A. 1986: Interspecific competition and niche changes in tits (*Parus spp.*): evaluation of nonexperimental data. — *American Naturalist*. 127:819–834.
- Andrén, H. 1994: Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: A review. — *Oikos*. 71:355–366.
- Ball, G. F., Ritters, L. V. & Balthazart, J. 2002: Neuroendocrinology of song behavior and avian brain plasticity: Multiple sites of action of sex steroid hormones. — *Frontiers in neuroendocrinology*. 23:137–178.
- Barnosky, A. D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G. O. U., Swartz, B., Quental, T. B., Marshall, C., McGuire, J. L., Lindsey, E. L., Maguire, K. C., Mersey, B. & Ferrer, E. A. 2011: Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?. — *Nature*. 471:51–57.



- Bas, Y., Devictor, V., Moussus, J.-P. & Jiguet, F. 2008: Accounting for weather and time-of-day parameters when analyzing count data from monitoring programs. — *Biodiversity and Conservation*. 17:3403–3416.
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W. & Courchamp, F. 2012: Impacts of climate change on the future of biodiversity. — *Ecology Letters*. 15:365–377.
- Bhattacharjee, Y. 2005: Citizen scientists supplement work of Cornell researchers. — *Science*. 308:1402–1403.
- Bjornstad, O. N. 2019: ncf: Spatial Covariance Functions. R package version 1.2-8.  
<https://CRAN.r-project.org/package=ncf>
- Bonney, R., Cooper, C. B., Dickinson, J., Kelling, S., Phillips, T., Rosenberg, K. V. & Shirk, J. 2009: Citizen science: A developing tool for expanding science knowledge and scientific literacy. — *Bioscience*. 59:977–984.
- Booth, G. D., Nicolucci, M. J. & Schuster, E. G. 1994: Identifying proxy sets in multiple linear regression – An aid to better coefficient interpretation. — *USDA Forest Service Intermountain Research Station*. Research Paper INT-470:1–13.
- Both, C., Artemyev, A. V., Blaauw, B., Cowie, R. J., Dekhuijzen, A. J., Eeva, T., Enemar, A., Gustafsson, L., Ivankina, E. V., Järvinen, A., Metcalfe, N. B., Nyholm, N. E. I., Potti, J., Ravussin, P.-A., Sanz, J. J., Silverin, B., Slater, F. M., Sokolov, L. V., Török, J., Winkel, W., Wright, J., Zang, H. & Visser, M. E. 2004: Large-scale geographical variation confirms that climate change causes birds to lay earlier. — *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 271:1657–1662.
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Machler, M. & Bolker, B. M. 2017: glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. — *The R journal*. 9(2):378–400.
- Charmantier, A., McCleery, R. H., Cole, L. R., Perrins, C., Kruuk, L. E. B. & Sheldon, B. C. 2008: Adaptive phenotypic plasticity in response to climate change in a wild bird population. — *Science*. 320:800–803.
- Chen, I.-C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B. & Thomas, C. D. 2011: Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. — *Science*. 333:1024–1026.
- Cirule, D., Krama, T., Krams, R., Elferts, D., Kaasik, A., Rantala, M. J., Mierauskas, P., Luoto, S. & Krams, I. A. 2017: Habitat quality affects stress responses and survival in a bird wintering under extremely low ambient temperatures. — *Die Naturwissenschaften*. 104:99.

- Cooper, S. J. 2000: Seasonal energetics of mountain chickadees and juniper titmice. — *Condor*. 102:635–644.
- Crick, H. Q. P. 2004: The impact of climate change on birds. — *Ibis*. 146:48–56.
- Crick, H. Q. P., Dudley, C., Glue, D. E. & Thomson, D. L. 1997: UK birds are laying eggs earlier. — *Nature*. 388:526.
- Dawson, A., King, V. M., Bentley, G. E. & Ball, G. F. 2001: Photoperiodic control of seasonality in birds. — *Journal of Biological Rhythms*. 16:365–380.
- Devictor, V., Julliard, R., Clavel, J., Jiguet, F., Lee, A. & Couvet, D. 2008: Functional biotic homogenization of bird communities in disturbed landscapes. — *Global Ecology and Biogeography*. 17:252–261.
- Easterling, D. R., Meehl, G. A., Parmesan, C., Changnon, S. A., Karl, T. R. & Mearns, L. O. 2000: Climate extremes: observations, modeling, and impacts. — *Science*. 289:2068–2074.
- Ekman, J. 1989: Ecology of non-breeding social systems of *Parus*. — *The Wilson Bulletin*. 101:263–288.
- Ekman, J. & Askenmo, C. 1984: Social rank and habitat use in willow tit groups. — *Animal Behaviour*. 32:508–514.
- Ekman, J., Cederholm, G. & Askenmo, C. 1981: Spacing and survival in winter groups of willow tit *Parus montanus* and crested tit *P. cristatus* – A removal study. — *Journal of Animal Ecology*. 50:1–9.
- Euroopan ympäristökeskus 2010: *Land use – State and impacts (Finland)*.  
<<https://www.eea.europa.eu/soer/countries/fi/land-use-state-and-impacts-finland>>  
(viitattu 13.3.2019).
- Fahrig, L. 2003: Effects of habitat fragmentation on biodiversity. — *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 34:487–515.
- Fraixedas, S., Lehikoinen, A. & Lindén, A. 2015a: Impacts of climate and land-use change on wintering bird populations in Finland. — *Journal of Avian Biology*. 46:63–72.
- Fraixedas, S., Lindén, A. & Lehikoinen, A. 2015b: Population trends of common breeding forest birds in southern Finland are consistent with trends in forest management and climate change. — *Ornis Fennica*. 92:187–203.
- Gibb, J. A. 1954: Feeding ecology of tits, with notes on treecreeper and goldcrest. — *Ibis*. 96:513–543.
- Gibb, J. A. 1960: Populations of tits and goldcrests and their food supply in pine plantations. — *Ibis*. 102:163–208.

- Gregory, R. D., Van Strien, A., Vorisek, P., Meyling, A. W. G., Noble, D. G., Foppen, R. P. B. & Gibbons, D. W. 2005: Developing indicators for European birds. — *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 360:269–288.
- Grubb, T. C. 1978: Weather-dependent foraging rates of wintering woodland birds. — *The Auk*. 95:370–376.
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., Lovejoy, T. E., Sexton, J. O., Austin, M. P., Collins, C. D., Cook, W. M., Damschen, E. I., Ewers, R. M., Foster, B. L., Jenkins, C. N., King, A. J., Laurance, W. F., Levey, D. J., Margules, C. R., Melbourne, B. A., Nicholls, A. O., Orrock, J. L., Song, D.-X. & Townshend, J. R. 2015: Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. — *Science Advances*. 1:e1500052.
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A. & Tyukavina, A. 2013: High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. — *Science*. 342:850–853.
- Hanski, I. 2011: Habitat loss, the dynamics of biodiversity, and a perspective on conservation. — *Ambio*. 40:248–255.
- Hanski, I. & Gyllenberg, M. 1997: Uniting two general patterns in the distribution of species. — *Science*. 275:397–400.
- Harrington, R., Woiwod, I. & Sparks, T. 1999: Climate change and trophic interactions. — *Trends in Ecology and Evolution*. 14:146–150.
- Hildén, O., Koskimies, P. & Väisänen, R. A. 1988: Talvilintujen laskentaohjeet. — Teoksessa: Koskimies, P. and Väisänen, R. A. (toim.), *Linnustonseurannan havainnointiohjeet*: 13–20. Helsingin yliopiston eläinmuseo. Helsinki.
- Hogstad, O. 1978: Differentiation of foraging niche among tits, *Parus spp.*, in Norway during winter. — *Ibis*. 120:139–146.
- Hogstad, O. 1987: Social rank in winter flocks of willow tits *Parus montanus*. — *Ibis*. 129:1–9.
- Hohtola, E., Rintamäki, H. & Hissa, R. 1980: Shivering and ptiloerection as complementary cold defense responses in the pigeon during sleep and wakefulness. — *Journal of Comparative Physiology B*. 136:77–81.
- Hyvärinen, E., Juslén, A., Kemppainen, E., Uddström, A. & Liukko, U.-M. (toim.) 2019: *Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019*. — Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus. Helsinki. 704 s.

- Ilmatieteen laitos 2018: *Lämpimin ja kylmin paikka vuosittain – Suomen alin lämpötila vuodesta 1961 lähtien*. Vuositilastot. <<https://ilmatieteenlaitos.fi/lampimin-ja-kylmin-paikka-vuosittain>> (viitattu 11.2.2019).
- Ilmonen, P., Hasselquist, D., Langefors, Å & Wiehn, J. 2003: Stress, immunocompetence and leukocyte profiles of pied flycatchers in relation to brood size manipulation. — *Oecologia*. 136:148–154.
- IPCC. 2018: Summary for Policymakers. — Teoksessa : Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield (toim.), *Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty*. World Meteorological Organization. Geneve. 32 s.
- Jetz, W., Wilcove, D. S. & Dobson, A. P. 2007: Projected impacts of climate and land-use change on the global diversity of birds. — *PLoS Biology*. 5:1211–1219.
- Johansen, K. & Bech, C. 1983: Heat conservation during cold exposure in birds (vasomotor and respiratory implications). — *Polar Research*. 1:259–268.
- Jylhä, K., Tuomenvirta, H. & Ruosteenoja, K. 2004: Climate change projections for Finland during the 21st century. — *Boreal Environment Research*. 9:127–152.
- Koivula, K., Orell, M. & Lahti, K. 2002: Plastic daily fattening routines in willow tits. — *Journal of Animal Ecology*. 71:816–823.
- Kontula, T., Raunio, A. (toim.) 2018: *Suomen luontotyyppien uhanalaisuus 2018. Luontotyyppien punainen kirja – Osa I: Tulokset ja arvioinnin perusteet*. — Suomen ympäristökeskus ja ympäristöministeriö. Helsinki. 388 s.
- Krams, I. 1996: Predation risk and shifts of foraging sites in mixed willow and crested tit flocks. — *Journal of Avian Biology*. 27:153–156.
- Krams, I. 2000: Length of feeding day and body weight of great tits in a single- and two-predator environment. — *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 48:147–153.
- Krams, I., Cīrule, D., Suraka, V., Krama, T., Rantala, M. J. & Ramey, G. 2010: Fattening strategies of wintering great tits support the optimal body mass hypothesis under conditions of extremely low ambient temperature. — *Functional Ecology*. 24:172–177.

- Krams, I., Čirule, D., Vrublevska, J., Nord, A., Rantala, M. J. & Krama, T. 2013: Nocturnal loss of body reserves reveals high survival risk for subordinate great tits wintering at extremely low ambient temperatures. — *Oecologia*. 172:339–346.
- Lande, R. 1988: Genetics and demography in biological conservation. — *Science*. 241:1455–1460.
- Lehikoinen, A., Jaatinen, K., Vähätalo, A. V., Clausen, P., Crowe, O., Deceuninck, B., Hearn, R., Holt, C. A., Hornman, M., Keller, V., Nilsson, L., Langendoen, T., Tománková, I., Wahl, J. & Fox, A. D. 2013: Rapid climate driven shifts in wintering distributions of three common waterbird species. — *Global Change Biology*. 19:2071–2081.
- Lehikoinen, A., Jukarainen, A., Mikkola-Roos, M., Below, A., Lehtiniemi, T., Pessa, J., Rajasärkkä, A., Rintala, J., Rusanen, P., Sirkä, P., Tiainen, J. & Valkama, J. 2019a: Linnut. — Teoksessa: Hyvärinen, E., Juslén, A., Uddström, A. and Liukko, U. (toim.), *Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019*: 560–570. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus, Helsinki. 704 s.
- Lehikoinen, A., Lindén, A., Karlsson, M., Andersson, A., Crewe, T. L., Dunn, E. H., Gregory, G., Karlsson, L., Kristiansen, V., Mackenzie, S., Newman, S., Røer, J. E., Sharpe, C., Sokolov, L. V., Steinholtz, Å, Stervander, M., Tirri, I. - & Tjørnløv, R. S. 2019b: Phenology of the avian spring migratory passage in Europe and North America: Asymmetric advancement in time and increase in duration. — *Ecological Indicators*. 101:985–991.
- Lehikoinen, A., Sirkä, P. & Tirri, I. 2017: Yleisten metsälintujen runsaus suhteessa elinympäristöjen piirteisiin. — Julkaisussa: *Linnut-vuosikirja 2016*: 54–67. BirdLife Suomi, Luonnontieteellinen keskusmuseo & Suomen Ympäristökeskus. Helsinki. 176 s.
- Lehikoinen, A. & Väisänen, R. A. 2014: Suomen talvilinnuston muutokset eri elinympäristöissä 1987–2014. — Julkaisussa: *Linnut-vuosikirja 2013*: 80–95. BirdLife Suomi, Luonnontieteellinen keskusmuseo & Suomen Ympäristökeskus. Helsinki. 168 s.
- Lehikoinen, P., Santangeli, A., Jaatinen, K., Rajasärkkä, A. & Lehikoinen, A. 2019: Protected areas act as a buffer against detrimental effects of climate change – Evidence from large scale, long-term abundance data. — *Global Change Biology*. 25:304–313.
- Luonnonvarakeskus 2015: *Valtakunnan metsien inventointi (VMI): Monilähteinen VMI*. <<http://www.metla.fi/ohjelma/vmi/vmi-moni.htm>> (viitattu 7.2.2019).
- Luonnonvarakeskus 2016: *Metsien suojele 1.1.2016*. <[https://stat.luke.fi/metsien-suojele-112016\\_fi](https://stat.luke.fi/metsien-suojele-112016_fi), katsottu 13.3.2019> (viitattu 13.3.2019).

- Maclean, I. M. D., Austin, G. E., Rehfish, M. M., Blew, J., Crowe, O., Delany, S., Devos, K., Deceuninck, B., Günther, K., Laursen, K., Van Roomen, M. & Wahl, J. 2008: Climate change causes rapid changes in the distribution and site abundance of birds in winter. — *Global Change Biology*. 14:2489–2500.
- Marra, P. P. & Holberton, R. L. 1998: Corticosterone levels as indicators of habitat quality: Effects of habitat segregation in a migratory bird during the non-breeding season. — *Oecologia*. 116:284–292.
- McKechie, A. E. 2008: Phenotypic flexibility in basal metabolic rate and the changing view of avian physiological diversity: A review. — *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*. 178:235–247.
- McKechie, A. E. & Lovegrove, B. G. 2002: Avian facultative hypothermic responses: A review. — *Condor*. 104:705–724.
- McKinney, M. L. & Lockwood, J. L. 1999: Biotic homogenization: A few winners replacing many losers in the next mass extinction. — *Trends in Ecology and Evolution*. 14:450–453.
- Meehl, G. A., Zwiers, F., Evans, J., Knutson, T., Mearns, L. & Whetton, P. 2000: Trends in extreme weather and climate events: Issues related to modeling extremes in projections of future climate change. — *Bulletin of the American Meteorological Society*. 81:427–436.
- Millennium Ecosystem Assessment (Program). 2005: *Ecosystems and human well-being: synthesis*. — Island Press, Washington, DC.
- Newmark, W. D. & Stanley, T. R. 2011: Habitat fragmentation reduces nest survival in an Afrotropical bird community in a biodiversity hotspot. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 108:11488–11493.
- Niemi, G., Hanowski, J., Helle, P., Howe, R., Mönkkönen, M., Venier, L. & Welsh, D. 1998: Ecological sustainability of birds in boreal forests. — *Ecology and Society*. 2(2):17.
- Nilsson, A. L. K., Lindström, Å, Jonzén, N., Nilsson, S. G. & Karlsson, L. 2006: The effect of climate change on partial migration – The blue tit paradox. — *Global Change Biology*. 12:2014–2022.
- Oliver, T. H., Gillings, S., Pearce-Higgins, J. W., Brereton, T., Crick, H. Q. P., Duffield, S. J., Morecroft, M. D. & Roy, D. B. 2017: Large extents of intensive land use limit community reorganization during climate warming. — *Global Change Biology*. 23:2272–2283.
- Orell, M. 1989: Population fluctuations and survival of great tits *Parus major* dependent on food supplied by man in winter. — *Ibis*. 131:112–127.

- Pakanen, V.-M., Ahonen, E., Hohtola, E. & Rytönen, S. 2018a: Northward expanding resident species benefit from warming winters through increased foraging rates and predator vigilance. — *Oecologia*. 188:991–999.
- Pakanen, V. -M., Karvonen, J., Mäkelä, J., Hietaniemi, J. -, Jaakkonen, T., Kaisanlahti, E., Kauppinen, M., Koivula, K., Luukkonen, A., Rytönen, S., Timonen, S., Tolvanen, J., Votka, E. & Orell, M. 2018b: Cold weather increases winter site fidelity in a group-living passerine. — *Journal of Ornithology*. 159:211–219.
- Parmesan, C., Root, T. L. & Willig, M. R. 2000: Impacts of extreme weather and climate on terrestrial biota. — *Bulletin of the American Meteorological Society*. 81:443–450.
- Pearce-Higgins, J. W., Eglinton, S. M., Martay, B. & Chamberlain, D. E. 2015: Drivers of climate change impacts on bird communities. — *Journal of Animal Ecology*. 84:943–954.
- Pereira, H. M., Leadley, P. W., Proença, V., Alkemade, R., Scharlemann, J. P. W., Fernandez Manjarrés, J. F., Araújo, M. B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W. W. L., Chini, L., Cooper, H. D., Gilman, E. L., Guénette, S., Hurtt, G. C., Huntington, H. P., Mace, G. M., Oberdorff, T., Revenga, C., Rodrigues, P., Scholes, R. J., Sumaila, U. R. & Walpole, M. 2010: Scenarios for global biodiversity in the 21st century. — *Science*. 330:1496–1501.
- Pounds, J. A., Bustamante, M. R., Coloma, L. A., Consuegra, J. A., Fogden, M. P. L., Foster, P. N., La Marca, E., Masters, K. L., Merino-Viteri, A., Puschendorf, R., Ron, S. R., Sánchez-Azofeifa, G. A., Still, C. J. & Young, B. E. 2006: Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. — *Nature*. 439:161–167.
- Pravosudov, V. V. & Grubb, T. C. 1995: Vigilance in the tufted titmouse varies independently with air temperature and conspecific group size. — *Condor*. 97:1064–1067.
- Rooney, T. P., Wiegmann, S. M., Rogers, D. A. & Waller, D. M. 2004: Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. — *Conservation Biology*. 18:787–798.
- Rybicki, J. & Hanski, I. 2013: Species-area relationships and extinctions caused by habitat loss and fragmentation. — *Ecology Letters*. 16:27–38.
- Sæther, B.-E., Tufto, J., Engen, S., Jerstad, K., Røstad, O. W. & Skatan, J. E. 2000: Population dynamical consequences of climate change for a small temperate songbird. — *Science*. 287:854–856.
- Samplonius, J. M., Bartošová, L., Burgess, M. D., Bushuev, A. V., Eeva, T., Ivankina, E. V., Kerimov, A. B., Krams, I., Laaksonen, T., Mägi, M., Mänd, R., Potti, J., Török, J.,

- Trnka, M., Visser, M. E., Zang, H. & Both, C. 2018: Phenological sensitivity to climate change is higher in resident than in migrant bird populations among European cavity breeders. — *Global Change Biology*. 24:3780–3790.
- Scheffers, B. R., De Meester, L., Bridge, T. C. L., Hoffmann, A. A., Pandolfi, J. M., Corlett, R. T., Butchart, S. H. M., Pearce-Kelly, P., Kovacs, K. M., Dudgeon, D., Pacifici, M., Rondinini, C., Foden, W. B., Martin, T. G., Mora, C., Bickford, D. & Watson, J. E. M. 2016: The broad footprint of climate change from genes to biomes to people. — *Science*. 354:aaf7671.
- Silvertown, J. 2009: A new dawn for citizen science. — *Trends in Ecology and Evolution*. 24:467–471.
- Stenseth, N. C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J. W., Chan, K. - & Lima, M. 2002: Ecological effects of climate fluctuations. — *Science*. 297:1292–1296.
- Suhonen, J., Alatalo, R. V., Carlson, A. & Hoglund, J. 1992: Food resource distribution and the organization of the *Parus* guild in a spruce forest. — *Ornis Scandinavica*. 23:467–474.
- Suhonen, J., Halonen, M. & Mappes, T. 1993: Predation risk and the organization of the *Parus* guild. — *Oikos*. 66:94–100.
- Suhonen, J. & Kuitunen, M. 1991: Food choice and feeding by male and female common treecreepers (*Certhia familiaris*) during the nestling period. — *Ornis Fennica*. 68:17–25.
- Suorsa, P., Helle, H., Koivunen, V., Huhta, E., Nikula, A. & Hakkarainen, H. 2004: Effects of forest patch size on physiological stress and immunocompetence in an area-sensitive passerine, the Eurasian treecreeper (*Certhia familiaris*): An experiment. — *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 271:435–440.
- Suorsa, P., Huhta, E., Nikula, A., Nikinmaa, M., Jäntti, A., Helle, H. & Hakkarainen, H. 2003: Forest management is associated with physiological stress in an old-growth forest passerine. — *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 270:963–969.
- Tewksbury, J. J., Garner, L., Garner, S., Lloyd, J. D., Saab, V. & Martin, T. E. 2006: Tests of landscape influence: Nest predation and brood parasitism in fragmented ecosystems. — *Ecology*. 87:759–768.
- Thomas, C. D., Gillingham, P. K., Bradbury, R. B., Roy, D. B., Anderson, B. J., Baxter, J. M., Bourne, N. A. D., Crick, H. Q. P., Findon, R. A., Fox, R., Hodgson, J. A., Holt, A. R., Morecroft, M. D., O'Hanlon, N. J., Oliver, T. H., Pearce-Higgins, J. W., Procter, D. A., Thomas, J. A., Walker, K. J., Walmsley, C. A., Wilson, R. J. & Hill, J. K. 2012:



- Protected areas facilitate species' range expansions. — *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 109:14063–14068.
- Thomas, C. D. & Lennon, J. J. 1999: Birds extend their ranges northwards [4]. — *Nature*. 399:213.
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L. & Nowak, M. A. 1994: Habitat destruction and the extinction debt. — *Nature*. 371:65–66.
- Travis, J. M. J. 2003: Climate change and habitat destruction: A deadly anthropogenic cocktail. — *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 270:467–473.
- Väisänen, R. A., Lehtikoinen, A. & Sirkä, P. 2018: Suomen pesivän maalinuston kannanvaihtelut 1975–2017. — Julkaisussa: *Linnut-vuosikirja 2017*: 16–31. BirdLife Suomi, Luonnontieteellinen keskusmuseo & Suomen Ympäristökeskus. Helsinki. 176 s.
- Välimäki, K., Linden, A. & Lehtikoinen, A. 2016: Velocity of density shifts in Finnish landbird species depends on their migration ecology and body mass. — *Oecologia*. 181:313–321.
- Valkama, J., Vepsäläinen, V. & Lehtikoinen, A. 2011: *Suomen III Lintuatlas*. — Luonnontieteellinen keskusmuseo ja ympäristöministeriö. <<http://atlas3.lintuatlas.fi>> (viitattu 1.3.2019).
- van Vuuren, D. P., Sala, O. E. & Pereira, H. M. 2006: The future of vascular plant diversity under four global scenarios. — *Ecology and Society*. 11(2):25.
- Vel'ký, M., Kaňuch, P. & Krištín, A. 2010: Selection of winter roosts in the great tit *Parus major*: influence of microclimate. — *Journal of Ornithology*. 151:147–153.
- Venäläinen, A., Tuomenvirta, H., Pirinen, P. & Drebs, A. 2005: *A basic Finnish climate data set 1961–2000 - description and illustrations*. — Finnish Meteorological Institute. Helsinki.
- Virkkala, R. & Lehtikoinen, A. 2014: Patterns of climate-induced density shifts of species: Poleward shifts faster in northern boreal birds than in southern birds. — *Global Change Biology*. 20:2995–3003.
- Virkkala, R. & Liehu, H. 1990: Habitat selection by the siberian tit *Parus cinctus* in virgin and managed forests in northern Finland. — *Ornis Fennica*. 67:1–12.
- Weathers, W. W., Buttemer, W. A., Hayworth, A. M. & Nagy, K. A. 1984: An evaluation of time budget estimates of daily energy expenditure in birds. — *Auk*. 101:459–472.
- Zanette, L., Doyle, P. & Trémont, S. M. 2000: Food shortage in small fragments: Evidence from an area-sensitive passerine. — *Ecology*. 81:1654–1666.